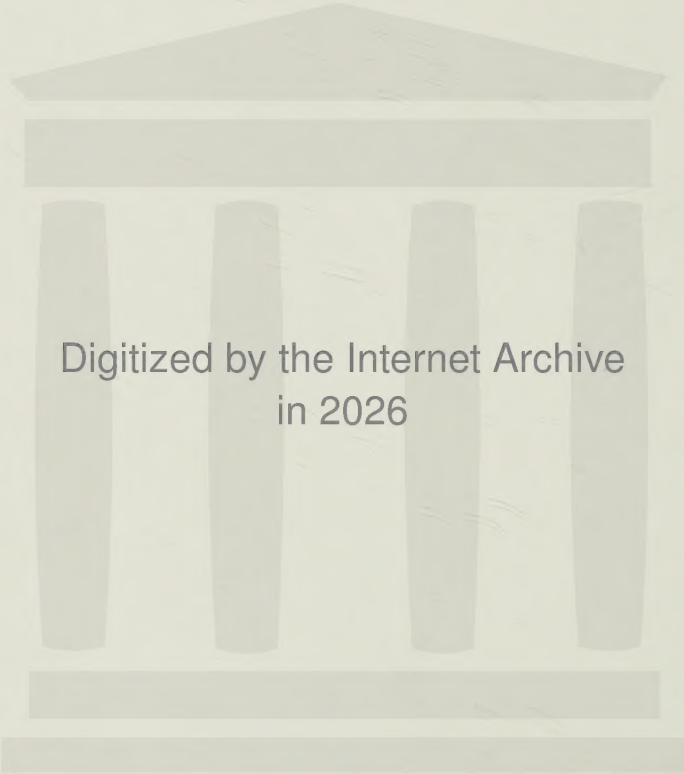


MÖGLICHE URSACHEN
FÜR FUTTERBEVORZUGUNGEN BEIM HECHT

von
Margarete Walcher
aus
Würzburg

1979



Digitized by the Internet Archive
in 2026

MÖGLICHE URSACHEN FÜR FUTTERBEVORZUGUNGEN BEIM HECHT

Den Naturwissenschaftlichen Fachbereichen
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
zur
Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt
von

Margarete Walcher
aus
Würzburg



Als Dissertation genehmigt von den Naturwissenschaftlichen Fachbereichen
der Universität Erlangen-Nürnberg

Tag der mündlichen Prüfung: 2. 3. 1979

Vorsitzender der Promotionskommission:	Prof. Dr. E. Schweizer
Erstberichterstatter:	Prof. Dr. G. Seitz
Zweitberichterstatter:	Prof. Dr. Ch. Buchholtz

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	2
I. Versuche mit Schußhechten	6
1. Material und Methode	6
2. Ergebnisse	9
a) 60 Tage Steinbeißerfütterung (jeden 4. Tag)	9
b) 60 Tage Moderlieschenfütterung (jeden 4. Tag)	13
c) 60 Tage Karauschenfütterung (jeden 4. Tag)	16
d) 60 Tage Aalfütterung (ununterbrochen)	19
e) 60 Tage Moderlieschenfütterung (ununterbrochen)	22
3. Diskussion	25
Zusammenfassung der Ergebnisse	28
II. Versuche mit Hechtbrut	29
1. Material und Methode	29
2. Ergebnisse	33
1. Teil: a) 60 Tage Tubifex	33
b) Wurmfresser: 7 Tage G, T, W gleichzeitig	36
c) Wurmfresser: 7 Tage Moderlieschen	38
2. Teil: a) 60 Tage Wasserasseln	43
b) Krebsfresser: 7 Tage G, T, W gleichzeitig	45
c) Krebsfresser: 7 Tage Moderlieschen	47
3. Teil: a) 60 Tage Guppies	52
b) Fischfresser: 7 Tage G, T, W gleichzeitig	54
c) Fischfresser: 7 Tage Moderlieschen	56
4. Teil: a) Allesfresser: 20 Tage T, 20 Tage W, 20 Tage G	61
b) Allesfresser: 7 Tage G, T, W gleichzeitig	63
c) Allesfresser: 7 Tage Moderlieschen	65
5. Teil: Attrappenversuche	70
6. Teil: Wachstum und Mortalität	73
3. Diskussion	76
Zusammenfassung der Ergebnisse	87
Literaturverzeichnis	88

Einleitung

Es wird häufig angenommen, daß Fische, die räuberisch leben, wahllos jede Beute fressen, die ihren Weg kreuzt.

Sicher spielt jedoch für jedes Tier allein schon die Größe der Beute eine wichtige Rolle. Es muß abschätzen können, ob ein Beuteobjekt nicht zu klein ist oder - noch entscheidender -, ob es nicht zu groß für das eigene Fassungsvermögen ist. Die Beutegröße muß in einem Bereich bleiben, dessen untere Grenze schwer zu bestimmen ist. Die obere Grenze hängt vom Alter und vom Hungerzustand (Etienne, 1969), aber auch von früheren Beutefangerfahrungen und der Handlungsbereitschaft allgemein ab.

Rossmann (1959) zeigte, daß Elritzen lieber größere als kleinere Köder annehmen. Nach Meesters (1939 - 1941) können Fische (Stichlinge, Elritzen, Sonnenfische) spontan die größere von zwei Figuren bevorzugen, während nach Ivlev (1961) Fische allgemein eine starke Vorliebe für die größte erreichbare Beute haben.

Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß Autoren, die sich mit derartigen Untersuchungen beschäftigen, jeweils verschiedene Parameter für die Größe verwenden. Isaacs und Wick (1973) geben die Körperlänge der Beute an, erwähnen aber, daß $1/10$ der Länge eines Räubers einem Tausendstel seines Volumens entspricht. Krummrich und Heidinger (1973) messen ebenfalls nur die Länge in cm, während Agger und Ursin (1976) die Größe der Beutetiere durch ihr Gewicht beschreiben. Länge und Gewicht allein können aber dem Begriff Größe nicht gerecht werden. Ursin (1973) vermutet, daß für einen Räuber z. B. die maximale Breite oder der maximale Umfang von größerer Bedeutung sein könnte.

Die Körpergröße beeinflusst deutlich die Sichtbarkeit. Größere Beutetiere laufen wahrscheinlich eher Gefahr, entdeckt zu werden als kleinere. Nach Ware (1972) spielt das "der-Entdeckung-Ausgesetzt-sein" der Beute besonders bei obligatorisch visuellen Räubern eine Rolle. So ist z. B. für Heringslarven die Zeitspanne, während der das Bild der Beute auf der Retina abgebildet ist, mitentscheidend für die Wahrnehmung (Rosenthal, 1969). Zaret und Kerfoot (1975) fanden, daß Cladoceren (*Bosmina longirostris*) von den Fischen im Gatun Lake, Panama, nach der Größe des Augenflecks gewählt werden. Je größer dieser Fleck ist, desto leichter werden die Tiere wahrgenommen. Der Sandaal zeigt ebenfalls eine entscheidende Vorliebe für

größeres Plankton (Scott, 1973) und auch der Sonnenfisch bevorzugt größere Beute (Werner und Hall, 1974).

Nicht nur die Größe der Beute macht sie einem Räuber mehr oder weniger verfügbar. Die Sardelle z. B. wird durch die Beutedichte in ihrer Futterwahl beeinflusst (O'Connell, 1972), während Forellen eher die Farbe der Nahrung berücksichtigen (Ginetz, Larkin, 1973). Der Kabeljau (Brawn, 1969) und der Barsch (Boulet, 1958) werden hauptsächlich durch die Bewegung der Beute zum Fressen angeregt.

Schließlich beeinflusst auch die Wehrhaftigkeit des Beutetieres das Verhalten eines Räubers, wie Hoogland et al. (1956) beobachten konnten. Sie stellten fest, daß die Stacheln von Stichlingen einen wirksamen Schutz gegen Hechte (der Größe von 10 - 25 cm) darstellen. Moodie et al. (1972) bemerkten auch eine Abwehrwirkung der Seitenplattenanzahl bei 3-stacheligen Stichlingen auf Räuber, z. B. Forelle und Sakramentohecht. Winn und Bardach fanden 1959, daß Papageifische, die sich nachts mit einer Schleimhülle umgeben, den Angriffen der Muräne wesentlich weniger ausgesetzt sind als Papageifische ohne diesen Schutz.

Auch die Schmackhaftigkeit eines Tieres kann den Räuber zum Fang oder zum Meiden veranlassen. So nimmt Beukema (1968) an, daß Stichlinge die Beute nach dem Geschmack wählen. Espinosa und Deacon (1973) stellten fest, daß der Geschmack neben anderen Faktoren einen wichtigen Beutereiz für den Barsch darstellt. Hepburn et al. (1973) beobachteten schließlich die abschreckende Wirkung chemischer Stoffe von Wasserarthropoden zur Abwehr von Raubfischen.

Das Territorialverhalten einer Beute kann ebenfalls die Zugänglichkeit für den Räuber ändern. Symons (1974) konnte in seinen Versuchen beweisen, daß das Territorialverhalten junger Lachse die Bejagung durch den Saibling deutlich reduziert.

Die Räuber-Beute-Beziehung wird jedoch nicht nur durch die Eigenschaften der Beute beeinflusst, sondern ist wechselseitig. Nicht umsonst gibt es häufig eine enge Beziehung zwischen Größe- und Altersstruktur der Räuber- und der Beutepopulation (Weatherley, 1972).

So spielt sicher schon die unterschiedliche Sinnesausstattung von Raubfischen (Wunder, 1936) eine Rolle. Aale und Quappen z. B. finden ihre Nahrung mit Hilfe des Geruchssinnes, während bei Karpfen und Welsen das

Geschmacksorgane die Hauptaufgabe übernimmt. Dazu tritt jeweils noch die Seitenlinie, die auch für visuelle Räuber, wie z. B. den Hecht, von Bedeutung ist.

Koshinsky (1972) unternahm verschiedene Markierungsversuche an Hechten. Kräftig gefärbte Marken am Kopf erschwerten den Jagderfolg, so daß das Wachstum der solchermaßen markierten Hechte zurückblieb.

Der Hungerzustand des Räubers kann - wie bereits erwähnt (Etienne, 1969) - die Selektivität beeinflussen. Murdoch et al. (1975) nehmen an, daß ein Raubfisch bei größerem Hunger weniger selektiv frißt, daß also Bevorzugungen schwächer werden. Beukema (1968) beobachtete bei Stichlingen, Chiszar und Windell (1973) beim Sonnenfisch zunehmende Selektivität bei zunehmender Sättigung.

Chaston (1969) verglich den Mageninhalt von Forellen mit der Beutetierzusammensetzung ihrer Umgebung. Er ermittelte deutliche Unterschiede, ebenso wie Sunaga (1970) bei juvenilem Hasu, Colgan (1973) bei Sonnenbarschen und Hobson und Chess (1973) bei Ährenfischen.

Auch bei Hechten ist schon öfters festgestellt worden, daß sie das Nahrungsangebot ihrer Umgebung nicht gleichmäßig nutzen. Allen (1939) fand, daß Hechte im Lake Windermere Elritzen und Stichlinge in gleichem Maße fraßen, obwohl Elritzen häufiger waren. Allen (1939) und Frost (1954) stellten auch fest, daß Barsche das ganze Jahr über stark von den Hechten dieses Sees bejagt wurden. Barsche wechseln jedoch im Winter in größere Wassertiefen, in denen sich der Hecht gewöhnlich nicht aufhält. Auch bei den von Lawler (1965) untersuchten Hechten aus dem Heming Lake, Manitoba, war die am häufigsten gefressene Fischart keineswegs die häufigste des Sees. Nursall et al. (1969) fanden, daß Hechte im BeaverLake, Alberta, Glanzfische und Barsche im Verhältnis 10 : 1 fraßen, während das Verhältnis im Beuteangebot 1,5 : 1 betrug.

Mit Hechten sind auch schon öfters Laboruntersuchungen durchgeführt worden. Beyerle und Williams (1968) erkannten ebenso wie Mauck und Coble (1971), daß Hechte, die unter Laborbedingungen leben, bei Wahlmöglichkeit deutliche Bevorzugungen einzelner Fischarten zeigen, die nicht geändert werden konnten.

Die Autoren halten die beobachteten Futterbevorzugungen des Hechtes für angeboren. Diese Vorlieben könnten aber auch erworben sein. Allein schon die Verschiedenheit der Spezialisierungen der untersuchten Hechte läßt daran denken.

Bryan und Larkin (1972) schließlich fanden bei verschiedenen Forellenarten, daß Individuen charakteristisch auf bestimmte Beutearten spezialisiert waren. Die Tiere zeigten die Bevorzugungen ein halbes Jahr lang. Dies spricht gegen angeborene Vorlieben und für einen individuellen Erwerb.

Die Versuche, die Bryan (1973) durchführte, erhärten diese Annahme. Er zog Forellendottersackbrut mit einer einzigen Futterart 75 Tage lang auf. Im Versuch hatten die Tiere 5 Minuten Zeit, zwischen 2 Futterarten zu wählen. Bryan fand, daß Forellenbrut mindestens 9mal eine Futterart gefressen haben mußte, um sie zu bevorzugen. Nach Entstehen einer Bevorzugung wählten die Forellen zu 70 % das gewohnte Futter, unabhängig von der Dauer des Zeitraumes, in dem sie nur mit einer Futterart gefüttert worden waren.

Den Anstoß zu dieser Arbeit gab folgende Beobachtung von Prof. Rüppell: ein Hecht, der mehrere Monate mit einem Schwarm Moderlieschen in einem Aquarium verbracht hatte und dessen Ernährungszustand entsprechend gut war, fraß eine Aeschnalarve, die dann hineingegeben wurde, augenblicklich. Dies ließ Prof. Rüppell an eine mögliche "Nahrungsgewöhnung" denken.

Deshalb wurden in der ersten Versuchsserie dieser Arbeit Schußhechte 60 Tage lang mit einer einzigen Fischart gefüttert. So sollte festgestellt werden, welche Futtervorlieben einheimische Hechte zeigen und ob sie sich durch langdauernde Fütterung mit einer Futterart ändern.

In der 2. Versuchsserie wurde Hechtbrut jeweils mit bestimmten Futterarten gefüttert und anschließend im Versuch geprüft, ob und welche Vorlieben entstanden wären. Weitere Fütterung mit anderen Beutearten sollte Aussagen über die Dauer von eventuellen Vorlieben ermöglichen.

I. Versuche mit Schußhechten (Hechte mit unbekannter Futtererfahrung):

1. Material und Methode:

Die Versuchstiere waren 13 einsömmerige Hechte - sogenannte Schußhechte - aus Karpfenweihern der Umgebung Erlangens mit einer durchschnittlichen Körperlänge von 22,9 cm (14 - 25 cm). Ihre Futtererfahrungen waren unbekannt.

Die Hechte wurden einzeln in Aquarien gehalten, die zwischen 30 und 50 l Wasserinhalt fassen konnten. Jedes Becken enthielt einen Ausströmstein. Der Beckenboden war mit grobem Kies bedeckt [Ritter und McCrimmon (1973) beobachteten z. B., daß die Regenbogenforelle schwarzes vor weißem Substrat bevorzugt]. Einmal wöchentlich wurde das Wasser ausgetauscht, einmal monatlich wurde das Becken neu eingerichtet.

Der Sichtkontakt zwischen den Becken wurde durch Kartonstücke verhindert. Zum Raum hin waren die Hechte mit dunkelgrünem Sacklein abgedeckt, um Störungen zu vermeiden. Für den Beobachter war es möglich, durch die grobe Struktur des Stoffes hindurch die Tiere zu sehen.

Mit Hilfe einer Zeitschaltuhr wurde den Hechten 12 Stunden Licht (von durchschnittlich 750 Lux in Beckenhöhe) und 12 Stunden Dunkelheit geboten.

Die Beobachtung der Temperatur erschien wichtig, weil sie die Fische in verschiedener Weise beeinflussen kann. So fand Sullivan (1954), daß die Häufigkeit der Impulse, die von den Nervenzellen des Seitenlinienorgans ins ZNS abgegeben werden, für die Temperatur der Umgebung eines Fisches charakteristisch ist. Prosser und Farhi (1965) beobachteten, daß Goldfische erlernte Reaktionen bei tiefen Temperaturen nicht zeigen. Schließlich konnten Peterson und Andersen (1969) beim Lachs durch Temperaturänderungen Änderungen der lokomotorischen Aktivität erreichen und die Coholachse Sylvesters (1972) fraßen mit steigender Temperatur mehr. Die Haltungstemperatur der Hechte in diesen Versuchen betrug durchschnittlich $15,3^{\circ}\text{C}$ ($\pm 5^{\circ}\text{C}$).

Die Versuchsvorbereitungszeit der Hechte dauerte 60 Tage. In dieser Zeit wurden sie ausschließlich mit einer einzigen Fischart gefüttert. Folgende Futterfische wurden verwendet: Steinbeißer, Moderlieschen, Karauschen, Aale.

In 3 Versuchsreihen (Steinbeißer, Moderlieschen, Karausche) mußten die Hechte jeweils 3 Tage hungern. Am 4. Tag konnten sie eine Stunde lang nach Belieben fressen. Gewöhnlich fand schon nach 30 bis 40 Minuten keine weitere Nahrungsaufnahme mehr statt. Brett (1971) fand beim Rotlachs ähnliche Werte, nämlich eine durchschnittliche Sättigungszeit von 43 ± 8 Minuten, unabhängig von der Fischgröße. Nach den Beobachtungen von Beukema (1968) waren Stichlinge nach ca. 40 Minuten gesättigt.

In 2 weiteren Versuchsreihen (Aal, Moderlieschen) hatten die Hechte ständig Futterfische in ihren Aquarien. Auch hier hungerten sie vor dem Versuchstag 3 Tage, um einen vergleichbaren Hungerzustand zu erreichen.

Im Versuch selbst wurde in allen Versuchsserien der 60 Tage lang gefütterte Fisch mit 3 anderen Beutetieren jeweils paarweise 3 Minuten lang hinter Plexiglas gezeigt (Abb. 1).

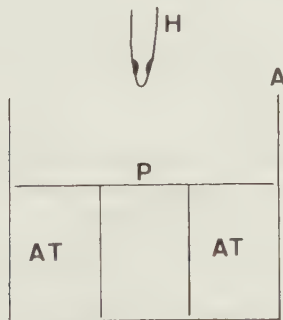


Abb. 1: Versuchsanordnung: H = Hecht, A = Aquarium, P = Plexiglasgestell, AT = Abteile, in denen sich die Beutetiere während des Versuchs aufhielten.

Da es möglich schien, daß auch die anderen Beutetiere verschieden attraktiv wirken könnten, wurden sie ebenfalls jedes mit jedem paarweise den Hechten gezeigt. So kamen 6 Einzelversuche pro Versuchsreihe zustande.

Ich entschied mich für eine paarweise Darbietung der Futterfische, weil mir so eine Bevorzugung leichter erkennbar schien. In der Literatur fand ich bei Franck (1966) eine Bestätigung meiner Annahme.

Beim Einsetzen und Herausfangen der Beutetiere wurde den Hechten durch eine schwarze Glasscheibe die Sicht verdeckt. Erst, wenn sich beide Futtertiere in ihren Abteilen befanden, wurde die Scheibe entfernt und die 3 Minuten dauernde Beobachtungszeit begann.

Damit Tendenzen zur Seitenstetigkeit keine Rolle spielen konnten, wurden die einzelnen Beutetiere unregelmäßig auf der einen oder anderen Seite und in unregelmäßiger Reihenfolge geboten (nach Baerends, 1973).

Während der Versuchszeit wurden alle Handlungen der Hechte registriert. Zur Auswertung gelangten jedoch nur die Reaktionen, die zum Beutefang gehören:

Fixieren;

Anschwimmen = der Hecht schwimmt zur Beute hin;

Einstellen = der Hecht steht schräg mit dem Kopf nach unten vor der Beute und fixiert sie;

Vorstoß = der Hecht schwimmt blitzschnell auf die Beute zu;

Schnappen = der Hecht macht gleichzeitig mit einer Vorwärtsbewegung auf die Beute zu einen Schnappversuch.

Jede dieser Reaktionen wurde gezählt. Gleiche Bewertung schien dem unterschiedlichen Schwellenwert der Handlungen (am Ende der Handlungskette größer als zu Beginn) nicht gerecht zu werden. Deshalb wurde die Häufigkeit der einzelnen Reaktionen in allen Versuchen zusammen als Grundlage für eine genauere Wertung herangezogen.

Insgesamt wurde folgende Reaktionshäufigkeit beobachtet:

Fixieren: 296

Anschwimmen: 36

Einstellen: 46

Vorstoß: 153

Schnappen: 140

Bei einer Handlungskette ist die Reihenfolge der Reaktionen zwangsläufig. Die Endhandlung erfolgt erst nach Ablauf aller vorhergehenden Handlungen, von denen keine ausgelassen werden kann. Die geringen Zahlen von Anschwimmen und Einstellen sind darauf zurückzuführen, daß diese beiden Handlungen nur dann dem Beobachter erkennbar waren, wenn sie am Ende der Handlungskette standen. Reagierte der Hecht weiter mit Vorstoß oder Vorstoß + Schnappen, so waren Anschwimmen und Einstellen wegen der großen Geschwindigkeit nicht erkennbar. Trotzdem schwimmt aber ein Hecht bei jedem Vorstoß an und stellt sich ein.

Deshalb scheint folgende Rechnung zulässig:

Fixieren:	296	296
Anschwimmen:	36 + 46 + 153	= 235
Einstellen:	46 + 153	= 199
Vorstoß:	153	153
Schnappen:	140	140

Nun wurden Anschwimmen, Einstellen, Vorstoß und Schnappen zur häufigsten Reaktion, dem Fixieren, in Bezug gesetzt.

Daraus ergibt sich für jede Reaktion ein Faktor:

1 x Fixieren	= 1
1 x Anschwimmen	= 1,3
1 x Einstellen	= 1,5
1 x Vorstoß	= 1,9
1 x Schnappen	= 2,1.

Kam es bei der Addition der Zahlen der einzelnen Reaktionen (Anzahl x Faktor) zu unterschiedlichen Werten für die gleichzeitig gebotenen Beutetiere, so lag eine Entscheidung vor.

Die Anzahl der Entscheidungen aller Hechte in einem Einzelversuch wurde mit einem verteilungsunabhängigen Vorzeichentest bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % auf Signifikanz geprüft.

In den Tabellen sind die tatsächlichen Anzahlen der Reaktionen angegeben.

2. Ergebnisse:

a) 60 Tage Steinbeißerfütterung (jeden 4. Tag):

Die Versuchsergebnisse nach einer Fütterungszeit von 60 Tagen mit Steinbeißern zeigen, daß Hechte die einzelnen Beutetiere unterschiedlich stark beachten (Tab. 1, Abb. 2 a, b). So sind Barsch und Karausche mit Abstand attraktiver als der Steinbeißer. Die Aeschnalarve jedoch

findet keine Beachtung.

Es fällt auf, daß nur Barsch und Karausche Vorstoß und Schnappen, die am Ende der Handlungskette Beutefang stehen, auslösen können.

Die Anzahl der Reaktionen scheint von der Kombination der jeweiligen Beutetiere abzuhängen: so werden in den Versuchen, an denen die Aeschna-Larve beteiligt ist, nur wenige Reaktionen gezeigt (3., 5., 6. Versuch, Tab. 1).

Die Reaktionshäufigkeit beträgt durchschnittlich 48 %.

60 Tage Steinbeißer (jeden 4. Tag):

	1. Versuch: St(1)-B(r)	2. Versuch: K(1)-St(r)	3. Versuch: Ae(1)-St(r)	4. Versuch: B(1)-K(r)	5. Versuch: Ae(1)-K(r)	6. Versuch: B(1)-Ae(r)
Fixieren:	2 25	11 6	1 4	8 8	1 7	9 -
Anschwimmen:	- 10	1 -	- -	- 1	- 2	- -
Einstellen:	1 5	- -	- 1	- -	- 2	1 -
Vorstoß:	- 8	14 1	- 1	2 2	- 2	1 -
Schnappen:	- 5	12 1	- -	2 2	- 2	1 -

insgesamt: 5 53 38 8 1 6 16 13 1 15 12 0
in %: 5,4 : 94,6 82,6 : 17,4 14,3 : 85,7 55,2 : 44,8 6,2 : 93,8 100 : 0

Entscheidungen: 0 : 8 4 : 1 0 : 1 2 : 2 0 : 4 3 : 0

Anzahl d. Versuchstiere: 11 10 10 10
reagierende Hechte: 8 (72,7%) 6 (54,5%) 2 (20 %) 6 (60 %) 5 (50 %) 3 (30 %)

Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):

Futterfische gefressen: 12,2; Futterfische erbrochen: 0,8; Fütterungen, bei denen nicht gefressen wurde: 2,9.

Tabelle 1: Reaktionen in den Versuchen nach 60-tägiger Steinbeißerfütterung:

St = Steinbeißer; B = Barsch; K = Karausche; Ae = Aeschnalarve.

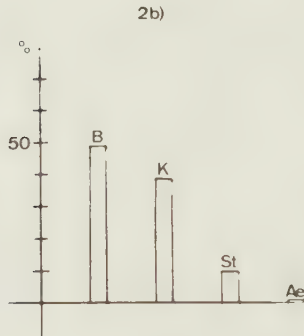
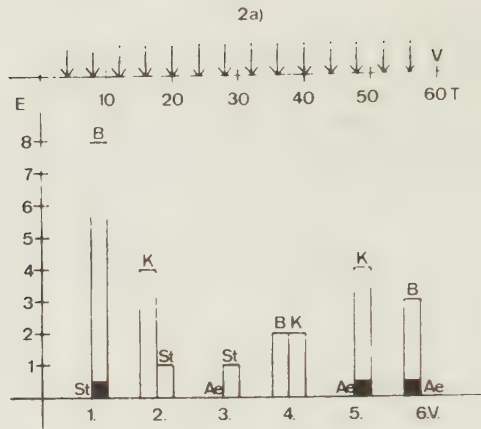


Abb. 2 a: Entscheidungen nach 60 Tagen Steinbeißerfütterung: In der oberen Kurve ist die Versuchsvorbereitungszeit dargestellt. Ein Pfeil bedeutet eine einstündige Fütterung. E = Entscheidungen; St = Steinbeißer; B = Barsch; K = Karausche; Ae = Aeschnalarve; V = Versuch. Signifikante Entscheidungen sind durch einen schwarzen Sockel gekennzeichnet.

Abb. 2 b: Reihenfolge der Beutetiere nach ihrem prozentualen Anteil an allen Beutefanghandlungen, die in diesen 6 Versuchen gezeigt wurden.

Abkürzungen siehe bei Abb. 2 a.

b) 60 Tage Moderlieschenfütterung (jeden 4. Tag):

Obwohl die Hechte über einen längeren Zeitraum nur Moderlieschen zu fressen bekamen, ist dieser Beutefisch dennoch attraktiver als Barsch und Steinbeißer und wird nur von der Karausche übertroffen (Tab. 2).

Wie nach 60-tägiger Steinbeißer-Fütterung entscheiden sich die Hechte im 4. Versuch zwischen Barsch und Karausche nicht (Abb. 3 a, b).

Der Steinbeißer bewirkt wieder nur je einmal Vorstoß und Schnappen. Der Barsch hingegen ist offenbar nach 60 Tagen Moderlieschenfütterung weniger attraktiv als nach 60 Tagen Steinbeißerfütterung und kann nur 6 mal Vorstoß und Schnappen auslösen.

Moderlieschen und Karausche unterscheiden sich in ihrer Wirksamkeit nicht: 16 bzw. 18 mal sind Vorstoß und Schnappen auf sie gerichtet.

Insgesamt werden - im Vergleich zu den Ergebnissen nach 60-tägiger Steinbeißerfütterung - ca. ein Drittel weniger Reaktionen gezeigt. Die Reaktionshäufigkeit lag bei nur 31,5 % durchschnittlich.

Die Häufigkeit der Freßerfahrungen (= Anzahl gefressener Fische) betrug mit 26,2/Hecht mehr als das Doppelte als bei der Steinbeißerfütterung (12,2/Hecht).

60 Tage Moderlieschen (jeden 4. Tag):

	1. Versuch: M(1)-B(r)	2. Versuch: K(1)-M(r)	3. Versuch: St(1)-M(r)	4. Versuch: K(1)-B(r)	5. Versuch: B(1)-St(r)	6. Versuch: St(1)-K(r)
Fixieren:	9 5	7 6	- 3	8 6	2 -	4 6
Anschwimmen:	- 1	- -	- -	1 1	- -	1 -
Einstellen:	1 -	- -	- -	- -	- -	- -
Vorstoß:	4 2	9 3	- 1	- -	1 -	1 -
Schnappen:	4 2	9 3	- 1	- -	1 -	1 -
insgesamt:	18 10	25 12	- 5	9 7	4 -	7 6
in %:	64,3 : 35,7	67,6 : 32,4	0 : 100	56,3 : 43,7	100 : 1	53,8 : 46,2
Entscheidungen:	4 : 1	1 : 1	0 : 2	1 : 1	2 : 0	1 : 1
Anzahl d. Versuchstiere:	9	9	9	9	9	9
reagierende Hechte:	5 (55,6%)	3 (33,4%)	2 (22,3%)	3 (33,4%)	2 (22,3%)	2 (22,3%)

Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):

Futterfische gefressen: 26,2; Futterfische erbrochen 0,27; Fütterungen, bei denen nicht gefressen wurde: 1,8.

Tabelle 2: Reaktionen in den Versuchen nach 60-tägiger Moderlieschenfütterung:

M = Moderlieschen; B = Barsch; K = Karausche; St = Steinbeißer.

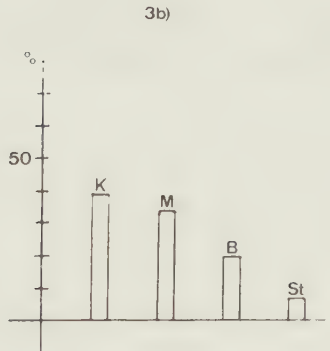
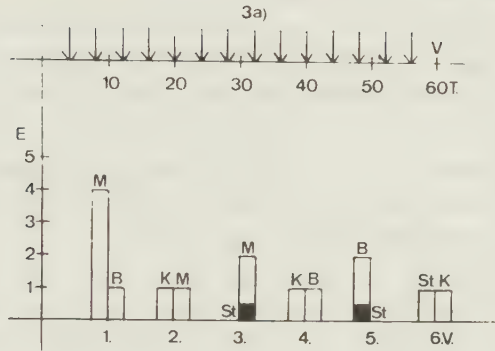


Abb. 3 a: Entscheidungen nach 60 Tagen Moderlieschenfütterung. In der oberen Kurve ist die Versuchsvorbereitung dargestellt. Ein Pfeil bedeutet eine einstündige Fütterung.

E = Entscheidungen; M = Moderlieschen; B = Barsch; K = Karausche; St = Steinbeißer; V = Versuch.

Signifikante Entscheidungen sind durch einen schwarzen Sockel gekennzeichnet.

Abb. 3 b: Reihenfolge der Beutetiere nach ihrem prozentualen Anteil an allen Beutefanghandlungen, die in diesen 6 Versuchen gezeigt wurden.

Abkürzungen siehe bei Abb. 3 a.

c) 60 Tage Karauschenfütterung (jeden 4. Tag):

Schon beim ersten Blick auf Tabelle 3 fällt die geringe Anzahl von Reaktionen auf, die in dieser Versuchsserie gezeigt wurden. Tatsächlich lag die Reaktionshäufigkeit durchschnittlich bei nur 26,15 %. In 4 Versuchen waren Vorstoß und Schnappen überhaupt nicht zu sehen.

Im ersten Versuch ist die Karausche dem Moderlieschen unterlegen. Vorstoß und Schnappen lösen beide jedoch nahezu gleich häufig aus. Auffallend ist die starke Beachtung der Schleie im 5. Versuch (Abb. 4 a, b).

Insgesamt erweist sich das Moderlieschen mit 14 Vorstößen und Schnappen wiederum als beliebter Fisch; Schleie und Karausche vermögen diese starken Reaktionen immerhin 8 mal auszulösen, während der Steinbeißer wie in den bisherigen Versuchen nur wenig wirkt. Kein Hecht macht auf ihn einen Vorstoß oder schnappt nach ihm.

Auffallend ist die hohe Zahl von erbrochenen Futterfischen, für die keine Ursache erkennbar war. Durchschnittlich fraß jeder Hecht 19,6 Karauschen in der Versuchsvorbereitungszeit.

60 Tage Karausche (jeden 4. Tag):

	1. Versuch: K(1)-M(r)	2. Versuch: K(1)-St(r)	3. Versuch: S(1)-K(r)	4. Versuch: St(1)-M(r)	5. Versuch: M(1)-S(r)	6. Versuch: S(1)-St(r)
Fixieren:	6 5	3 1	1 2	- 1	2 6	- -
Anschwimmen:	- 1	- -	- -	- -	- -	- -
Einstellen:	1 4	- -	- -	- -	1 1	- -
Vorstoß:	4 5	- -	- -	- -	2 4	- -
Schnappen:	4 5	- -	- -	- -	2 4	- -

insgesamt:

15 20
42,9 : 57,1

in %:

75 : 25

33,3 : 66,6

0 : 100

31,8 : 88,2

Entscheidungen:

1 : 3

1 : 0

1 : 1

0 : 1

0 : 3

- -

Anzahl d. Versuchstiere:

9

9

9

9

9

9

reagierende Hechte:

5 (55,6 %)

2 (22,3 %)

2 (22,3 %)

1 (11,2 %)

4 (44,5 %)

-

Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):

Futterfische gefressen: 19,6; Futterfische erbrochen: 1,9; Fütterungen, bei denen nicht gefressen wurde: 2,4.

Tabelle 3: Reaktionen in den Versuchen nach 60-tägiger Karauschenfütterung:

K = Karausche; M = Moderlieschen; St = Steinbeißer; S = Schleie.

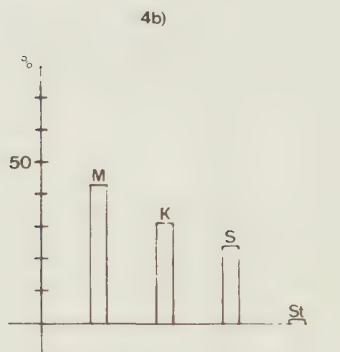
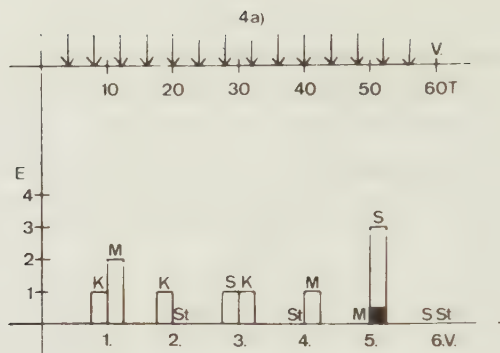


Abb. 4 a: Entscheidungen nach 60 Tagen Karauschenfütterung. In der oberen Kurve ist die Versuchsvorbereitungszeit dargestellt. Ein Pfeil bedeutet eine einstündige Fütterung.

E = Entscheidungen; K = Karausche; M = Moderlieschen; St = Steinbeißer; S = Schleie; V = Versuch.

Signifikante Entscheidungen sind durch einen schwarzen Sockel gekennzeichnet.

Abb. 4 b: Reihenfolge der Beutetiere nach ihrem prozentualen Anteil an allen Beutefanghandlungen, die in diesen 6 Versuchen gezeigt wurden.

Abkürzungen siehe bei Abb. 4 a.

d) 60 Tage Aalfütterung (ununterbrochen):

Die Hechte fraßen Aale nur zögernd. Beim ersten Einsetzen von Aalen zur Fütterung wichen alle Hechte bis auf Nr. 6 und Nr. 9 zurück und fraßen nicht. Diese beiden Versuchstiere begannen jedoch sofort zu fressen.

Allgemein war der Fang von Aalen für die Hechte mit Schwierigkeiten verbunden. So neigten besonders die Glasaale dazu, das Maul des Hechtes durch die Kiemen wieder zu verlassen. Größere Aale bissen sich häufig an den Flossen der Hechte fest.

Im ersten Versuch zeigt sich, daß der Steinbeißer im Vergleich zum Aal wesentlich attraktiver wirkt (Tab. 4). Nur Nr. 6, einer der beiden Hechte, die von Anfang an Aale fraßen, richtet Vorstoß und Schnappen auf den Aal, ebenso wie im 2. Versuch. Auch alle anderen Reaktionen dieses Hechtes (bis auf ein Fixieren des Moderlieschens) gelten dem Aal. Außer ihm entscheiden sich alle anderen Hechte für den Steinbeißer bzw. das Moderlieschen (Abb. 5 a, b).

Im 3. Versuch wird ausschließlich die Karausche beachtet, die auch das Moderlieschen übertrifft. Wie in den meisten Versuchen schneidet der Steinbeißer schlecht ab.

In dieser Versuchsreihe wurden relativ oft Vorstoß und Schnappen gezeigt. Die Karausche löste diese Reaktionen 61 mal, das Moderlieschen 50 mal, der Steinbeißer 36 mal und der Aal immer noch 6 mal aus. Die Reaktionshäufigkeit betrug durchschnittlich 42,65 %.

Die Anzahl der gefressenen Futterfische zeigt deutlich, wie wenig Aale die Hechte fraßen. Ein Glasaal ist nur etwa 2 bis 3 mm dick und ca. 10 bis 12 cm lang. Sein Sättigungswert erscheint mir gering. Bezogen auf den langen Zeitraum wurden auch nur wenige große Aale gefressen.

Die Hechte sahen während der Aal-Gewöhnungszeit sehr dünn aus. Ein Hecht war am 60. Tag tot. Sein magerer Körper ließ die Vermutung aufkommen, daß er vielleicht verhungert sein könnte.

Als die Hechte nach Abschluß der Versuchsserie mit Moderlieschen gefüttert wurden, fraßen sie sehr reichlich. Anschließend erbrachen 7 von 9 Hechten; in den nächsten Tagen starben 5 Hechte ohne erkennbare Krankheit.

60 Tage Aale (ununterbrochen):

	1. Versuch: A(1)-St(r)	2. Versuch: M(1)-A(r)	3. Versuch: A(1)-K(r)	4. Versuch: K(1)-M(r)	5. Versuch: M(1)-St(r)	6. Versuch: K(1)-St(r)
Fixieren:	3 5	9 2	1 12	12 7	6 1	18 6
Anschwimmen:	- -	2 -	- 2	2 2	- -	6 -
Einstellen:	2 4	4 1	- 2	3 2	1 3	1 -
Vorstoß:	1 14	8 2	- 15	18 10	7 4	1 -
Schnappen:	1 14	8 2	- 15	11 10	7 4	1 -
insgesamt:	7 37	31 7	1 46	46 31	21 12	27 6
in %:	15,9 : 84,1	81,6 : 18,4	2,1 : 97,9	59,7 : 40,3	63,6 : 36,4	81,8 : 18,2
Entscheidungen:	1 : 3	3 : 1	0 : 5	3 : 1	1 : 1	4 : 0
Anzahl d. Versuchstiere:	9	9	9	9	9	9
reagierende Hechte:	4 (44,5 %)	4 (44,5 %)	5 (55,6 %)	4 (44,5 %)	2 (22,3 %)	4 (44,5 %)

Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):

Futterfische gefressen: 22,5 a; 1,7 A; Futterfrische erbrochen: 0,1 A.

Tabelle 4: Reaktionen in den Versuchen nach 60-tägiger Aalfütterung:

A = Aal; St = Steinbeißer; M = Moderflieschen; K = Karausche; a = Glasaal.

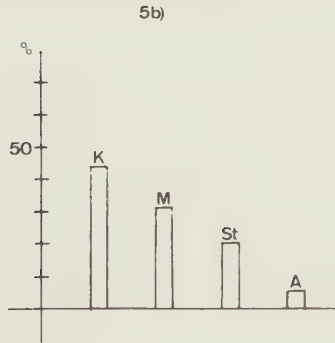
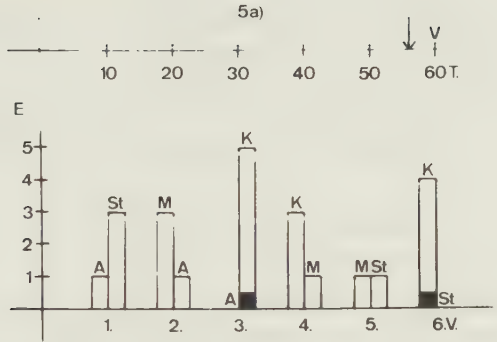


Abb. 5 a: Entscheidungen nach 60 Tagen Aalfütterung. In der oberen Kurve ist die Versuchsvorbereitungszeit dargestellt. Bis zum 56. Tag (Pfeil) hatte jeder Hecht immer Futterfische in seinem Aquarium. Ab 56. Tag hungerte jeder Hecht bis zum Versuch.

E = Entscheidungen; A = Aal; St = Steinbeißer; M = Moderlieschen; K = Karausche; V = Versuch.

Signifikante Entscheidungen sind durch einen schwarzen Sockel gekennzeichnet.

Abb. 5 b: Reihenfolge der Beutetiere nach ihrem prozentualen Anteil an allen Beutefanghandlungen, die in diesen 6 Versuchen gezeigt wurden.

Abkürzungen siehe bei 5 a.

e) 60 Tage Moderlieschenfütterung (ununterbrochen):

Für diese Versuchsserie mußten zum Teil neue Hechte verwendet werden. Sie waren durchschnittlich 27 cm lang (± 5 cm).

Auch in diesen Versuchen erwies sich das Moderlieschen als attraktives Beuteobjekt. Es war der einzige Fisch, der überhaupt Vorstoß und Schnappen auslösen konnte (Tab. 5) und übertraf so Steinbeißer, Krausche und Schleie.

Auffallend ist die niedrige Reaktionshäufigkeit. Nur 18,2 % der Hechte reagierten auf die angebotenen Beutetiere (Abb. 6 a, b).

Während ein Hecht der früheren Versuchsserie (Moderlieschen jeden 4. Tag) durchschnittlich 26,4 Moderlieschen innerhalb der Vorbereitungszeit fraß, kam hier ein Hecht beinahe auf das $3 \frac{1}{2}$ -fache, nämlich 90,6 Stück. Allerdings lag auch die durchschnittliche Rate an erbrochenen Futterfischen hoch. Sie betrug mit 2,1/Hecht mehr als das 7-fache der früheren Serie.

60 Tage Moderlieschen (ununterbrochen):

	1. Versuch:	2. Versuch:	3. Versuch:	4. Versuch:	5. Versuch:	6. Versuch:
	M(1)-St(r)	M(1)-K(r)	S(1)-M(r)	St(1)-K(r)	St(1)-S(r)	K(1)-S(r)
Fixieren:	14	5	4	2	-	4
Anschiessen:	1	-	-	-	-	-
Einstellen:	3	-	-	-	-	-
Vorstoß:	3	-	-	-	-	-
Schnappen:	3	-	-	-	-	-
insgesamt:	24	5	4	2	-	4
in %:	82,8 : 17,2	50 : 50	21 : 79	50 : 50	-	57,1 : 42,9
Entscheidungen:	4 : 0	-	2 : 2	-	-	1 : 0
Anzahl d. Versuchstiere:	11	11	11	11	11	11
reagierende Hechte:	5 (45,5 %)	1 (9,1 %)	4 (36,4 %)	1 (9,1 %)	-	1 (9,1 %)

Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):

Futterfische gefressen: 90,6; Futterfische erbrochen: 2,1.

Tabelle 5: Reaktionen in den Versuchen nach 60-tägiger Moderlieschenfütterung:

M = Moderlieschen; St = Steinbeißer; K = Karausche; S = Schleie.

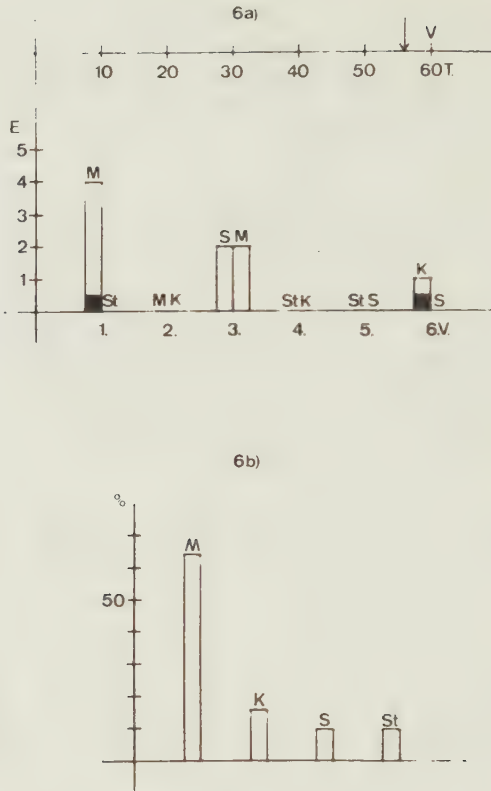


Abb. 6 a: Entscheidungen nach 60 Tagen Moderlieschenfütterung. In der oberen Kurve ist die Versuchsvorbereitungszeit dargestellt. Bis zum 56. Tag (Pfeil) hatte jeder Hecht immer Futterfische in seinem Aquarium. Ab 56. Tag hungerte jeder Hecht bis zum Versuch.

E = Entscheidungen; M = Moderlieschen; St = Steinbeißer; K = Karausche; S = Schleie; V = Versuch.

Signifikante Entscheidungen sind durch einen schwarzen Sockel gekennzeichnet.

Abb. 6 b: Reihenfolge der Beutetiere nach ihrem prozentualen Anteil an allen Beutefanghandlungen, die in diesen 6 Versuchen gezeigt wurden.

Abkürzungen siehe bei Abb. 6 a.

3. Diskussion: Versuche mit Schußhechten (Hechte mit unbekannter Futtererfahrung):

Wenn ein Tier über einen längeren Zeitraum hinweg mit einer einzigen Futterart gefüttert wird, sind - falls eine Änderung bestehender Vorlieben eintritt - theoretisch 2 Möglichkeiten denkbar: die der operanten Konditionierung und die der Gewöhnung.

Da der Ausgangspunkt dieser Versuche der Gedanke an eine Gewöhnung war, soll diese zuerst besprochen werden.

Lorenz (1961) versteht unter dem Begriff der Gewöhnung einen reizspezifischen Schwund der Reaktion. Die wiederholte gleiche Reizsituation führt zu einem Abbau des Verhaltens (Buchholz, 1973). Eine spezifische Reizsituation verliert also an Bedeutung. Es verringert sich die Bereitschaft zur Reaktion (Hilgard und Bower, 1971). Im Zusammenhang mit der Ernährung eines Raubfisches würde das bedeuten, daß eine Beuteart, die häufig gefressen wird, mit der Zeit an Wirkung verliert und schließlich kaum mehr beachtet wird.

Die Ergebnisse, die in den Versuchen nach 60 Tagen Steinbeißerfütterung gewonnen wurden, lassen keine Rückschlüsse auf eine mögliche Gewöhnung zu. Zwar erweist sich der Steinbeißer als wenig attraktiver Fisch. Bevorzugungen vor dieser Fütterungszeit waren jedoch unbekannt. Deshalb kann man dieses Ergebnis nicht auf den Lernvorgang der Gewöhnung zurückführen. Es könnte ja sein, daß der Steinbeißer für den Hecht sowieso keine reizvolle Beute darstellt. Karausche und Barsch üben auf die Hechte große Anziehungskraft aus, während die Aeschnalarve kaum Beachtung findet. Diese geringe Wirkung der Aeschnalarve könnte ihre Ursache sowohl in ihrer Größe als auch in der - im Vergleich zu den Fischen - unterschiedlichen Beweglichkeit haben. Sie war viel kleiner als die anderen Beutetiere und sie saß nur auf dem Beckenboden. Die geringere Größe allein aber muß nicht ausschlaggebend gewesen sein, da nach Mauck und Coble (1971) Hechte eher die kleinere Beute bevorzugen.

In der 2. Versuchsserie nach 60-tägiger Moderlieschenfütterung reagierten die Hechte sowohl auf das Moderlieschen - was gegen eine Gewöhnung spricht - als auch auf die Karausche stark.

Die dritte Versuchsserie bringt die Ergebnisse für eine 60 Tage dauernde Fütterung mit Karauschen. Die Karausche ist hier zwar dem Moderlieschen unterlegen, das sich ja auch schon in den vorigen Versuchen als "beliebter"

Futterfisch erwiesen hat. Die Entscheidung fällt aber relativ knapp aus: 3 : 1 (niedrige Reaktionshäufigkeit!). Bei Kombination jeweils mit Steinbeißer bzw. Schleie entscheiden sich die Hechte überhaupt nicht. Es lassen sich also keine Hinweise auf Gewöhnung finden.

Eine ganz andersartige Beute wurde den Hechten während der Aal-Fütterungszeit geboten. Es war auffallend, daß zwei Hechte schon bei der ersten Fütterung im Gegensatz zu allen anderen Hechten Aale sofort fraßen. Diese beiden Versuchstiere zeigten ihre Vorliebe auch in den anschließenden Versuchen. Nahezu alle Reaktionen, die auf den Aal gerichtet wurden, stammen von diesen beiden Hechten.

Dieses Ergebnis spricht klar gegen eine Gewöhnung und für das Vorhandensein von Bevorzugungen, die sich auch durch ausschließliche Fütterungen mit diesen Beutetieren nicht ändern lassen. Moderlieschen und Karausche sind auch hier attraktiv.

Die an die Aal-Fütterungszeit anschließende reichliche Fütterung mit Moderlieschen schien den Hechten nicht zu bekommen. Dafür spricht die hohe Mortalität, für die keine Ursache zu finden war. Bilton und Robins (1971) stellten zwar beim Rotlachs fest, daß er nach 20 bzw. 30,5 Wochen Hungerzeit mit geringer Mortalität anschließend Futter sofort annahm und auch vertrug. Schon früher beobachtete ich jedoch, daß Hechte wochenlang ohne Futter leben konnten, dann aber nach der Fütterung starben.

Ein Hecht, der nur jeden 4. Tag Gelegenheit hat, zu fressen, kann mit der gebotenen Beute weniger Erfahrungen sammeln als einer, der stets von Beutetieren im Überfluß umgeben ist. Daher wurden nochmals Hechte 60 Tage lang mit Moderlieschen gefüttert; diesmal aber hatten sie immer Futterfische.

Obwohl die Hechte in dieser Versuchsserie fast $3\frac{1}{2}$ mal mehr Moderlieschen fraßen als in der früheren, blieb dieser Fisch ein beliebtes Beuteobjekt. Es sind keine Anzeichen einer Gewöhnung zu erkennen.

Die geringe Reaktionshäufigkeit führe ich auf folgenden Umstand zurück: die Hechte wuchsen in diesen 60 Tagen sichtlich und waren stets sehr dick. Die üblichen 4 Tage Hungerzeit vor dem Versuch führten bei diesen Hechten vielleicht zu geringeren Mangelzuständen als bei einem Hecht mit durchschnittlichem Ernährungszustand.

Theoretisch betrachtet erscheint der Vorgang einer Nahrungsgewöhnung nicht sinnvoll. So würde z. B. ein Hecht gerade die häufigste Beute seiner Umgebung nach einer gewissen Zeit nicht mehr wählen und seltenere Beutetiere bevorzugen.

Eine Änderung bestehender Futtervorlieben nach ausschließlicher Fütterung mit einer Nahrung über einen längeren Zeitraum könnte auch die Folge einer operanten Konditionierung sein.

Diese Lernart wird häufig als "Lernen am Erfolg" bezeichnet. Sie führt zu einer bedingten Aktion, d. h.: eine bestimmte Handlung, die von einem Tier ausgeführt wird, wird belohnt, i. a. mit Futter, Trinkflüssigkeit o. ä. Dadurch werden folgende Veränderungen bewirkt: 1. tritt die Aktion häufiger auf; 2. verändert sich die Intensität der einzelnen Aktion und 3. zeigt sich eine orientierte Verhaltensmusteränderung.

Für die Futterkonditionierung wäre folgendes Gedankenmodell denkbar: die Handlungsbereitschaft allein löst Appetenzverhalten aus, aber sie veranlaßt nicht den Beginn der Aktion. Erst ein spezifischer, sensorischer Input, z. B. der Anblick der Nahrung, löst die motorische Aktivität aus, in diesem Fall die Aktionen des Beutefangs. Das Futter selbst wäre ein sog. primärer Verstärker. Merkmale, die räumlich oder zeitlich in der Nähe der primären Verstärkung liegen, bewirken eine zusätzliche sekundäre Verstärkung und entsprechen einem zusätzlichen sensorischen Input. Sekundäre Verstärker könnten z. B. der Anblick von Käschern und Eimer (mit Beutetieren) oder Öffnen der Tür sein, Zeichen, die vor der Konditionierung neutral wirken, aber während des Lernprozesses zunehmend Bedeutung erlangen (nach Buchholtz, 1973).

Diese Form der operanten Konditionierung wird als operante Konditionierung mit sensorischem Input über Exterozeptoren bezeichnet.

Mauck und Coble (1971) führten Konditionierungsversuche mit Hechten durch. Sie verstehen unter Konditionierung in diesem Zusammenhang die Beeinflussung eines Organismus derart, daß er bei Wahlmöglichkeit ein bestimmtes Futter - das er vorher längere Zeit ausschließlich fraß - bevorzugt frißt. Die Autoren konnten bei ihren Hechten keinen Einfluß auf die Futterwahl feststellen. Fischarten, die schon vorher wenig gewählt wurden, wurden bei Wahlmöglichkeit auch nach 65,72 und 114 Tagen dauernden abschließlichen Fütterungen mit dieser Tierart abgelehnt.

Beyerle und Williams (1968) beobachteten ebenfalls, daß eine 69 bzw. 301 Tage dauernde Fütterung mit einer Tierart bei Hechten zu keiner Änderung der Futterselektivität führte.

Meine Ergebnisse ähneln denen von Beyerle und Williams (1968) und Mauck und Coble (1971). Nirgends konnten bestehende Vorlieben geändert noch neue Vorlieben erreicht werden. Während aber in meinen Versuchen die Hechte ihre Beute nur sehen, nicht fassen konnten, hatten die Hechte der genannten Autoren Gelegenheit, während des Versuches zu fressen.

Die Ergebnisse, die mit diesen verschiedenen Methoden gewonnen wurden, gleichen sich. Beide Versuchsdurchführungen scheinen also die gleiche Aussagekraft zu besitzen.

Wenn Hechte in mehreren Versuchen hintereinander bei gleichem Hungerzustand getestet werden sollen, so ist es sicher günstiger, sie im einzelnen Versuch die Beute nur sehen zu lassen. Sonst wäre ja nur jeweils ein Versuch möglich. Zusätzlich sind weitere Störfaktoren zu berücksichtigen, wenn Hechte während des Versuches fressen können: da nicht nur die Versuchstiere, sondern auch die Beutetiere in der Lage sind, größere Ortsveränderungen durchzuführen, wird möglicherweise manches Mal die Wahl wesentlich vom Abstand zur jeweiligen Beute beeinflusst.

Dies läßt sich auch bei Beutetieren in abgetrennten Abteilen nicht ganz verhindern. In diesen Abteilen haben die Beutetiere jedoch nur geringe Bewegungsmöglichkeiten. Vielleicht wird ein Hecht, nachdem er ein Beutetier beachtet, aber nicht erreicht hat, eher einen 2. Futterfisch beachten, der sich ebenfalls in einem genau festgelegten Abschnitt des Aquariums aufhält. Möglicherweise ist so eine Wahl eher gewährleistet.

Insgesamt sind folgende Erkenntnisse gewonnen worden: Ein einsömmeriger Hecht von 14 - 25 cm Länge hat bestimmte Vorlieben für einzelne Fischarten; er wird durch eine länger dauernde Fütterungszeit mit einer Fischart in seiner Futterselektivität nicht beeinflusst.

II. Versuche mit Hechtbrut:

1. Material und Methode:

Die von mir untersuchten Hechte mit einer Körperlänge zwischen 14 und 25 cm hatten bereits bestimmte Futtervorlieben. Auch die Hechte von Beyerle & Williams (1968: 17 - 58 cm), Mauck & Coble (1971: 11 - 101 cm) und von Coble (1973: 34 - 38 cm) zeigten schon Nahrungsselektivität. Die Vorlieben, die Hechte zeigen, müssen also zu einem früheren Zeitpunkt erworben worden sein.

Es schien deshalb naheliegend, Hechtbrut aufzuziehen. Gleichzeitig ergab sich so die Möglichkeit, Hechte zu erhalten, deren Futtererfahrungen relativ gut bekannt waren.

8 Tage alte Hechtbrut - durchschnittliche Körperlänge: 1 cm - wurde mit Wasserflöhen gefüttert. Wie die Larven der Sardelle (Hunter, 1972) fraßen auch die kleinen Hechte den ganzen Tag. Als sie nach 8 Tagen so viel gewachsen waren - etwa um 1 cm -, daß sie imstande zu sein schienen, kleine Fische zu fressen, wurden sie einzeln in kleine Plasticaquarien mit ca. 4 Liter Wasserinhalt gesetzt.

Die geringe Wassermenge machte täglichen Wasseraustausch erforderlich, so daß auf Kiesbelag in den Becken verzichtet wurde. Um ähnliche Bedingungen wie bei den Versuchen mit Schußhechten zu erreichen, wurde unter den Aquarien mittelgraues Papier ausgelegt.

Der Sichtkontakt zwischen den Becken wurde durch Kartonstücke verhindert. Zum Raum hin waren die Aquarien mit dunkelgrünem Sacklein abgedeckt, durch das der Beobachter die Tiere sehen konnte.

Die Hechte erlebten einen Tagesrhythmus von 12 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit. Bis auf die Hechtgruppe, die mit Wasserasseln ernährt und bei 670 Lux gehalten wurde, hatten alle anderen Hechte durchschnittlich 630 Lux in Beckenhöhe.

Die Temperatur lag bei durchschnittlich $19,7^{\circ}\text{C} (\pm 5^{\circ}\text{C})$. Die Hechte, die Wasserasseln fraßen, hatten durchschnittlich $21,6^{\circ}\text{C} (\pm 5^{\circ}\text{C})$. Die Hitze- welle während der Versuchsvorbereitungszeit machte es erforderlich, durch 1 bis 2-malige Zugabe von Eis/Tag die Temperatur um 2 bis 5°C zu senken. Dadurch wurde ein Anstieg auf über 26°C vermieden.

Die Versuchsvorbereitungszeit betrug 60 Tage. Die Hechte waren in Gruppen eingeteilt, die aus je 20 Tieren bestanden.

1. Gruppe: Wurmfresser: 20 Hechte wurden 60 Tage lang ausschließlich mit Tubifex ernährt. Am 60. Tag fand der Versuch statt, der aus drei Einzelversuchen bestand (siehe später). Anschließend wurden die Hechte 7 Tage lang mit Tubifex, Guppies und Wasserasseln gleichzeitig ernährt. Danach erfolgten wiederum 3 Einzelversuche. Nach einer 7-tägigen Moderlieschenfütterung kam dann der letzte Versuch, in dem Tubifex gegen Moderlieschen geboten wurden.
2. Gruppe: Krebsfresser: 20 Hechte wurden 60 Tage lang ausschließlich mit Wasserasseln ernährt. Da sie zunächst nur zögernd Asellus fraßen, mußten in den ersten 20 Tagen jeden 3. Tag Wasserflöhe zugefüttert werden, um Verhungern zu vermeiden. Am 60. Tag fanden 3 Einzelversuche statt. Anschließend wurden die Hechte 7 Tage lang mit Tubifex, Guppies und Wasserasseln gleichzeitig ernährt. Nach den folgenden 3 Einzelversuchen begann eine 7-tägige Moderlieschenfütterung. Zum Abschluß wurde eine Wasserassel gegen ein Moderlieschen geboten.
3. Gruppe: Fischfresser: 20 Hechte wurden 60 Tage lang ausschließlich mit Guppies ernährt. Am 60. Tag fand der Versuch statt. Anschließend wurden die Hechte 7 Tage lang mit Tubifex, Guppies und Wasserasseln ernährt. Danach erfolgten wiederum 3 Einzelversuche. Nach einer 7-tägigen Moderlieschenfütterung kam dann der letzte Versuch, in dem Guppy gegen Moderlieschen geboten wurde.
4. Gruppe: Allesfresser: 20 Hechte wurden zunächst 20 Tage lang mit Tubifex, dann 20 Tage mit Wasserasseln und abschließend 20 Tage mit Guppies ernährt. Guppies wurden gewählt, weil sie 1. bei uns nicht vorkommen (d. h. eine eventuelle Bevorzugung dieses Fisches nicht angeboren sein kann) und 2. relativ leicht erhältlich sind. Am 60. Tag fanden die 3 Einzelversuche statt. Danach wurden die Hechte 7 Tage lang mit Tubifex, Guppies und Wasserasseln gleichzeitig ernährt. Im Anschluß daran erfolgten wiederum 3 Einzelversuche. Nach einer 7-tägigen Moderlieschenfütterung kam dann der letzte Versuchstag, an dem jedes Beutetier der ersten 60 Tage gegen Moderlieschen geboten wurde (also wieder 3 Einzelversuche).

Vor einem Versuchstag hungerten die Hechte 2 Tage lang. Diese Hungerzeit hatte sich in Vorversuchen als äußerste Grenze für die Wasserasselfresser und als Minimalforderung für die Guppyfresser erwiesen. Auch Ware (1972) ließ übrigens seine Forellen 48 Stunden vor dem Versuch hungern.

In den 3 Einzelversuchen wurden 3 Minuten lang Tubifex, Wasserassel und Guppy jeweils paarweise hinter Plexiglas (siehe im 1. Teil der Arbeit) geboten. Die geringe Größe dieser Beutetiere (3 - 4 Tubifex; 1 Wasserassel von 1 cm Länge; 1 neugeborener Guppy von 1 cm Länge) und der Aquarien zwang dazu, die Beutetiere während des Versuchs in Reagenzgläser zu setzen (Herausfangen mit dem Käscher aus dem kleinen Plexiglasabteil war unmöglich).

Auch hier wurde beim Einsetzen und Herausnehmen der Beutetiere den Hechten durch eine schwarze Scheibe die Sicht verdeckt.

Während der Versuchszeit wurden alle Handlungen der Hechte registriert. Die Reaktionshäufigkeit war immer sehr hoch. Zur Entscheidung über eine Bevorzugung wurden deshalb nur Vorstoß und Schnappen, die am Ende der Handlungskette Beutefang stehen, herangezogen. Da z. B. Fixieren nicht nur auf Beute, sondern z. B. auf Luftblasen oder ähnliches (eigene Beobachtung) gerichtet sein kann, erscheint diese Art der Auswertung - nur Vorstoß und Schnappen zu zählen - als besonders beweiskräftig.

Um dem unterschiedlichen Schwellenwert von Vorstoß und Schnappen gerecht zu werden, wurden diese beiden Handlungen zu Fixieren in Bezug gesetzt (siehe S. 9).

Die Hechtbrut zeigte insgesamt folgende Reaktionshäufigkeit:

Fixieren: 5599

Vorstoß: 3005

Schnappen: 1643

Daraus ergeben sich für Vorstoß und Schnappen folgende Faktoren:

1 x Vorstoß: 1,9

1 x Schnappen: 3,3

(Bei Schußhechten hatte Vorstoß den Faktor 1,9, Schnappen den Faktor 2,1. Man sieht, daß Hechtbrut im Vergleich zu Schußhechten wesentlich seltener Vorstöße mit Schnappen ausführt).

Um eine mögliche Formbevorzugung zu entdecken, wurden weitere Versuche - allerdings mit Attrappen - durchgeführt.

Es wurden eine Fischform (aus Plexiglas), eine Wurmform (aus Draht), beide mit Goldpapier beklebt (Walcher, 1974) und eine Wasserasselattrappe aus Goldpapier jeweils paarweise unbewegt den Hechten gezeigt.

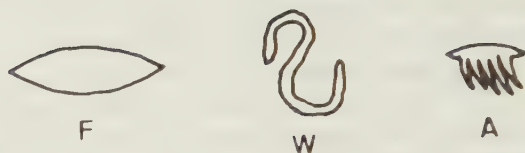


Abb. 1 a: Attrappen der Formversuche in Originalgröße.

F = Fischform; W = Wurmform; A = Asselform.

Die Attrappen hatten folgende Maße: Fischform : 3 cm lang, 0,9 cm hoch; Wurmform: 1,5 cm, gekrümmt (wirkliche Länge 4,1 cm), 2 mm dick; Wasserassel: 1,5 cm lang, 1 cm hoch.

Die Attrappenversuche wurden mit 30 Hechten durchgeführt. 10 dieser Hechte waren zum Zeitpunkt der Versuche 86 Tage, 20 dieser Hechte zum Zeitpunkt der Versuche 136 Tage lang mit Tubifex ausschließlich ernährt worden.

Bei Attrappenversuchen liegt i. a. die Reaktionshäufigkeit wesentlich niedriger als beim Bieten lebender Beute. Um die tatsächliche Beachtung der Attrappen zu veranschaulichen, wurden deshalb alle Handlungen, die zum Beutefang gehören (Fixieren, Anschwimmen, Einstellen, Vorstoß und Beißen) zur Beurteilung herangezogen.

Da die Versuchssituation bei Attrappenversuchen anders als bei Versuchen mit lebender Beute ist, schien es zweckmäßig, die Häufigkeit der in diesen Versuchen gezeigten Reaktionen gesondert zu betrachten (Methode siehe S. 9, S. 31).

Fixieren:	53	53
Anschwimmen:	$12 + 5 + 15$	$= 32$
Einstellen:	$5 + 15$	$= 20$
Vorstoß:	15	15
Schnappen:	12	12

Daraus ergeben sich folgende Faktoren:

1 x Fixieren = 1

1 x Anschwimmen = 1,6

1 x Einstellen = 2,6

1 x Vorstoß = 3,5

1 x Schnappen = 4,4

Das Wachstum der Hechte wurde von dem Tag an, an dem die Tiere einzeln in Aquarien gehalten wurden, genau verfolgt. Einmal wöchentlich wurden die Hechte mit dem Lineal gemessen und die Länge vom Maul bis zur Schwanzflosse einschließlich festgestellt.

2. Ergebnisse:

1. Teil:

a) 60 Tage Tubifex:

Die Hechte, die nur mit Tubifex ernährt worden waren, zeigten nach anfänglichem guten Gedeihen ab 35. Tag der 60 Tage dauernden Vorbereitungszeit eine hohe Mortalität (siehe später). Den 60. Tag erlebten nur 9 von 20 Tieren (Tab. 6 a). Auffallend ist weiter die niedrige Reaktionshäufigkeit von 7,4 %. Nur Tubifex vermochten 7 mal Vorstoß und Schnappen auszulösen.

Die Entscheidungen in diesen 3 Versuchen können höchstens Tendenzen anzeigen, weil sie Einzelentscheidungen sind.

Deshalb wurden die Versuche mit einer neuen Gruppe von 20 Hechten wiederholt. Diese Versuchstiere hatten ebenfalls nur Tubifex gefressen, allerdings 79 Tage lang (Tab. 6 b, Abb. 7 a).

Im 1. Versuch erweist sich der Guppy als attraktiver als die Wasserassel; im 2. Versuch aber wird der Fisch deutlich von Tubifex übertroffen. 93 % aller gewerteten Reaktionen entfallen auf Tubifex. Der Bachröhrenwurm erzielt auch viel mehr Zuwendung als die Wasserassel (3. Versuch).

Die signifikanten Entscheidungen fallen genauso aus wie in der ursprünglichen Hechtgruppe, die ebenfalls nur Tubifex gefressen hatte (Abb. 7 b, 8 b).

Nun aber beteiligen sich wesentlich mehr Hechte am Versuch. Durchschnittlich reagieren 48,3 %. Tubifex vermögen 192 mal Vorstoß und

Schnappen auszulösen, während dies der Wasserassel nur 62 mal und dem Guppy sogar nur 51 mal gelingt.

Die Bevorzugung der Tubifex im 2. Versuch ist statistisch signifikant.

Im 3. Versuch können Tubifex fast die doppelte Anzahl der Hechte für sich gewinnen. Auch die große Anzahl der auf Tubifex gerichteten Reaktionen zeigen die große Attraktivität dieser Beute.

a)

Wurmfresser (60 Tage Tubifex):

	<u>1. Versuch:</u>	<u>2. Versuch:</u>	<u>3. Versuch:</u>
	G(l)-W(r)	G(l)-T(r)	W(l)-T(r)
Vorstoß:	- -	- 1	- 3
Schnappen:	- -	- -	- 3
insgesamt:	- -	- 1	- 6
Entscheidungen:	- -	0 : 1	0 : 1
Anzahl der Versuchstiere:	9	9	9
reagierende Hechte:	-	1 (11,2 %)	1 (11,2 %)

b)

Wurmfresser (Zusatzgruppe: 79 Tage Tubifex):

	<u>1. Versuch:</u>	<u>2. Versuch:</u>	<u>3. Versuch:</u>
	G(l)-W(r)	G(l)-T(r)	W(l)-T(r)
Vorstoß:	22 20	4 72	13 45
Schnappen:	21 18	4 41	11 34
insgesamt:	43 38	8 113	24 79
in %:	53 : 47	7 : 93	23,3 : 76,7
Entscheidungen:	4 : 3	2 : 9	4 : 7
Anzahl der Versuchstiere:	20	20	20
reagierende Hechte:	7 (35 %)	11 (55 %)	11 (55 %)

Tabelle 6 a: Reaktionen in den Versuchen nach 60-tägiger Tubifexfütterung.

Tabelle 6 b: Reaktionen in den Versuchen nach 79-tägiger Tubifexfütterung.

G = Guppy; W = Wasserassel; T = Tubifex.

b) Wurmfresser: 7 Tage G, T, W gleichzeitig:

Die 2. Versuchsserie - nach 7 Tagen, in denen alle 3 Beutetiere stets im Überfluß vorhanden waren - erlebten nur 5 Hechte der ursprünglichen Wurmfressergruppen (Tab. 7 a). Diese wenigen Versuchstiere reagierten nur selten. 6,7 % dieser Hechte zeigten Vorstoß und Schnappen, auf Tubifex gerichtet.

Mehr Aufschluß über eventuelle Bevorzungen brachte die Zusatzgruppe. Bei der Wahl zwischen Guppy und Wasserassel entschieden sich die Hechte mit überwältigender Mehrheit für den Guppy (Tab. 7 b). In Verbindung mit Tubifex jedoch wirkt der Fisch nicht attraktiv. 89 % der Reaktionen entfallen auf die Bachröhrenwürmer.

Auch im 3. Versuch sind Tubifex sehr erfolgreich (Abb. 7 b, 8 b). Im Vergleich zur Versuchsserie nach 60 Tagen, in der den Hechten neben den bekannten Tubifex die unbekannten Beutearten Wasserassel und Guppy gezeigt wurden, fallen die Entscheidungen nicht anders aus. Im ersten Versuch wird die Fischbevorzugung eindeutiger. Die Ergebnisse der anderen beiden Versuche aber ändern sich nur geringfügig.

Die Reaktionshäufigkeit ist mit 65 % um 17 % höher als in der ersten Versuchsserie. Tubifex vermochten 370 mal Vorstoß und Schnappen auszulösen, Guppy 202 mal und die Wasserassel schließlich noch 76 mal. Auch diese Zahlen beweisen die große Attraktivität von Tubifex für diese Hechte. Die Entscheidungen des 1. und 2. Versuches sind signifikant eindeutig. Aber auch im 3. Versuch wählen nur 4 Hechte die Wasserassel. Mehr als die doppelte Anzahl bevorzugt Tubifex.

Interessant ist in diesem Zusammenhang die Beobachtung, daß von den 5 "Resthechten" keiner, von den 20 Zusatzhechten nur 10 in diesen 7 Tagen überhaupt Guppies fraßen. Dabei waren Guppies, wie die beiden anderen Beutearten, stets zu mehreren bei dem einzelnen Hecht.

a) Wurmfresser (7 Tage G, T, W gleichzeitig):

	<u>1. Versuch:</u>	<u>2. Versuch:</u>	<u>3. Versuch:</u>
	G(l)-W(r)	G(l)-T(r)	W(l)-T(r)
Vorstoß:	- -	- -	- 1
Schnappen:	- -	- -	- 1
insgesamt:	- -	- -	- 2
Entscheidungen:	- -	- -	0 : 1
Anzahl der Versuchstiere:	5	5	5
reagierende Hechte:	-	-	1 (20 %)

Fischernährung in der Versuchsvorbereitungszeit: keine Fische gefressen.

b) Wurmfresser (Zusatzgruppe: 7 Tage alles):

	<u>1. Versuch:</u>	<u>2. Versuch:</u>	<u>3. Versuch:</u>
	G(l)-W(r)	G(l)-T(r)	W(l)-T(r)
Vorstoß:	110 14	12 114	29 92
Schnappen:	68 14	12 82	19 82
insgesamt:	178 28	24 196	48 174
in %:	86,4 : 13,6	11 : 89	21,6 : 78,4
Entscheidungen:	11 : 2	1 : 13	4 : 9
Anzahl der Versuchstiere:	20	20	20
reagierende Hechte:	13 (65 %)	13 (65 %)	13 (65 %)

Fischernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):

0,3 ♀; 0,35 ♂; 0,05 erbrochen.

Tabelle 7 a: Reaktionen in den Versuchen nach 7-tägiger Fütterung mit
G = Guppies, W = Wasserasseln, T = Tubifex.

Tabelle 7 b: Reaktionen in den Versuchen nach 7-tägiger Fütterung mit
G, W, T.

c) Wurmfresser: 7 Tage Moderlieschen:

Von der ursprünglichen Wurmfressergruppe lebten nur noch 4 Hechte. In Tabelle 8 a sieht man, daß ein Hecht einen Vorstoß mit Schnappen auf das Moderlieschen richtete. Die Hechte fraßen in dieser Woche kein einziges Moderlieschen.

Die Zusatzversuchstiere entschieden sich eindeutig (signifikant) für das Moderlieschen. Von 526 mal Vorstoß und Schnappen entfielen nur 2 auf Tubifex. Die Reaktionshäufigkeit war mit 82,3 % sehr hoch (siehe auch Abb. 7 a, b, 8 c).

Auffallend ist, daß die Hechte, die nur Tubifex gefressen hatten, nun nur sehr kleine Moderlieschen fraßen.

a) Wurmfresser (7 Tage Moderlieschen):

	<u>Versuch:</u>
	T(1)-M(r)
Vorstoß:	- 1
Schnappen:	- 1
Entscheidungen:	0 : 1
Anzahl der Versuchstiere:	4
reagierende Hechte:	1 (25 %)

Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):
keine Moderlieschen gefressen.

b) Wurmfresser (Zusatzgruppe: 7 Tage Moderlieschen):

	<u>Versuch:</u>
	T(1)-M(r)
Vorstoß:	1 151
Schnappen:	1 103
insgesamt:	2 254
in %:	0,8 : 99,2
Entscheidungen:	0 : 14
Anzahl der Versuchstiere:	17
reagierende Hechte:	14 (82,4 %)

Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):
kleine Futterfische gefressen: 7,3; große Futterfische gefressen: -;
erbrochen: 0,8.

Tabelle 8 a: Reaktionen in den Versuchen nach 7-tägiger Moderlieschen-
fütterung.

Tabelle 8 b: Reaktionen in den Versuchen nach 7-tägiger Moderlieschen-
fütterung. T = Tubifex; M = Moderlieschen.

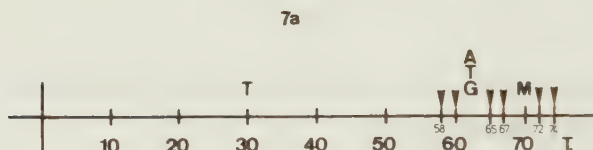


Abb. 7 a: Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit.

T = Tubifex; G = Guppy; A = Wasserassel; M = Moderlieschen.

Jeweils der erste der beiden Pfeile zeigt den Beginn des Hungerns vor den Versuchen an (Am 58., 65. und 72. Tag). Der 2. Pfeil zeigt den Versuchs-Tag (am 60., 67. und 74. Tag).

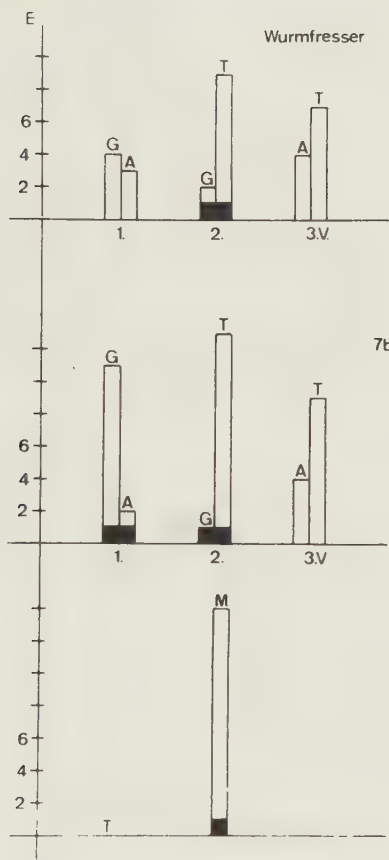
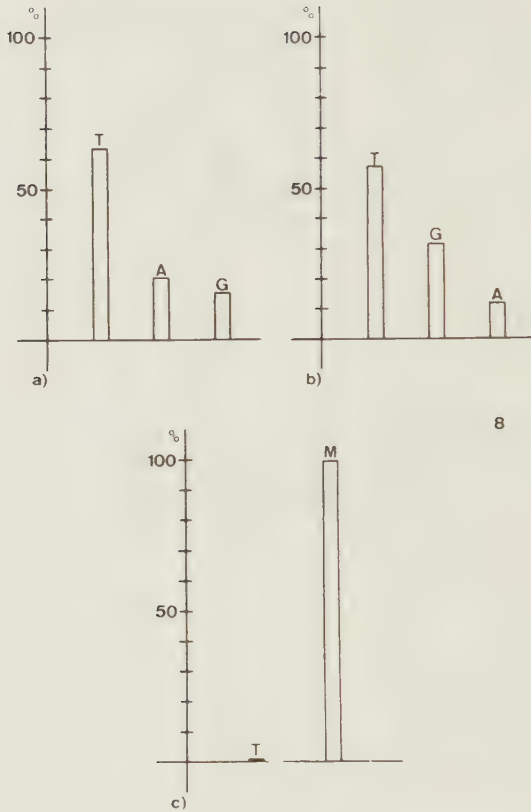


Abb. 7 b: In der oberen Kurve sind die Entscheidungen nach 60 Tagen Tubifex, in der mittleren nach 7 Tagen Guppy, Tubifex, Wasserassel gleichzeitig, in der unteren nach 7 Tagen Moderlieschen dargestellt.

Abkürzungen siehe Abb. 7 a.

E = Entscheidungen.

Signifikante Entscheidungen sind durch einen schwarzen Sockel gekennzeichnet.



8

Abb. 8: Reihenfolge der Beutetiere nach ihrem prozentualen Anteil an allen Beutefanghandlungen, die in den Versuchsserien gezeigt wurden:

- a) nach 60 Tagen Tubifex,
- b) nach 7 Tagen Tubifex, Guppy, Wasserassel gleichzeitig,
- c) nach 7 Tagen Moderlieschen.

T = Tubifex; A = Wasserassel; G = Guppy; M = Moderlieschen.

2. Teil:

a) 60 Tage Wasserassel:

Die Hechte fraßen Wasserasseln zunächst nur sehr zögernd. Nach knapp drei Wochen nahmen sie sie jedoch ohne weiteres. Auffallend hoch war die Menge der Ausscheidungsprodukte der Krebsfresser im Vergleich zu den Fischfressern und Allesfressern.

Tabelle 9 zeigt die Anzahl von Vorstoß und Schnappen in den einzelnen Versuchen. Bei der Wahl zwischen Guppy und Wasserassel bevorzugten die Hechte klar die Wasserassel. 61,9 % der Endhandlungen des Beutefangs entfallen auf Asellus. Der Fisch wirkt aber stärker als Tubifex auf die Hechte (im 2. Versuch). Im Vergleich zu Tubifex ist die Wasserassel wieder sehr erfolgreich. Sie kann $\frac{3}{4}$ aller Vorstöße und Schnappversuche auf sich lenken.

Insgesamt erreicht die Wasserassel mit 457 Beutefanghandlungen 57,3 % aller gezeigten Reaktionen. Mit weitem Abstand folgen Guppy mit 23,6 und Tubifex mit 19,1 %. Der Unterschied zwischen diesen beiden bisher unbekannten Beutetieren ist also gering (Abb. 9 a, b, 10 a).

Die Reaktionshäufigkeit war mit 80,4 % sehr hoch.

Krebsfresser (60 Tage Wasserasseln):

	<u>1. Versuch:</u>		<u>2. Versuch:</u>		<u>3. Versuch:</u>	
	G(1)-W(r)		G(1)-T(r)		W(1)-T(r)	
Vorstoß:	83	168	58	43	223	83
Schnappen:	30	16	18	12	50	15
insgesamt:	113	184	76	55	273	98
in %:	38,1 : 61,9		58 : 42		73,6 : 26,4	
Entscheidungen:	6 : 10		6 : 4		11 : 4	
Anzahl der Versuchstiere:	17		17		17	
reagierende Hechte:	16 (94,2 %)		10 (58,7 %)		15 (88,2 %)	

Tabelle 9: Reaktionen in den Versuchen nach 60-tägiger Wasserasselfütterung.

G = Guppy; W = Wasserassel; T = Tubifex.

b) Krebsfresser: 7 Tage G, T, W gleichzeitig:

Im ersten Versuch lassen die Hechte, die nun nach 60 Tagen ausschließlich Wasserasselfütterung Gelegenheit hatten, auch Guppies und Tubifex kennenzulernen, deutlich ihre Wasserasselbevorzugung erkennen (Tab. 10).

93,2 % der Reaktionen sind auf Asellus gerichtet. Diese Entscheidung ist wesentlich klarer als vor 7 Tagen, als Guppies und Tubifex noch unbekannt waren.

Man sieht, daß die Krebsfresser bevorzugt kleine, d. h. neugeborene Guppies in dieser Woche gefressen hatten. Ein Hecht fraß überhaupt keinen Fisch.

Die Beachtung für Tubifex aber hat sich in dieser Woche geändert. War nach 60 Tagen Asellus der unbekannte Fisch sogar ein wenig attraktiver als die unbekannten Würmer, so sind Tubifex nun ganz wesentlich wirksamer als der Guppy.

Im 3. Versuch hingegen findet keine Änderung der Bevorzugung statt. Nach wie vor ist die Wasserassel wirksamer als Tubifex (Abb. 9 b, 10 b).

Die Reaktionshäufigkeit beträgt 70,6 %. Obwohl die Wasserassel wesentlich attraktiver als das jeweils gleichzeitig gebotene andere Beutetier war, haben Tubifex durch die hohe Zahl von Vorstoß und Schnappen gegenüber Guppy im 2. Versuch insgesamt mehr Beutefanghandlungen auslösen können. So kommen 48,6 % dieser Reaktionen auf die Bachröhrenwürmer; zwischen ihnen und Asellus mit 42,2 % ist praktisch in der Wirksamkeit insgesamt kein Unterschied zu erkennen. Guppy hingegen löst nur 9,2 % aller Vorstöße und Schnappversuche aus.

Krebsfresser (7 Tage G. T, W gleichzeitig):

	<u>1. Versuch:</u>		<u>2. Versuch:</u>		<u>3. Versuch:</u>	
	G(l)-W(r)		G(l)-T(r)		W(l)-T(r)	
Vorstoß:	7	89	23	181	68	32
schnappen:	4	62	23	72	42	16
insgesamt:	11	151	46	253	110	48
in %:	6,8 : 93,2		15,4 : 94,6		69,9 : 30,4	
Entscheidungen:	1 : 9		4 : 8		10 : 4	
Anzahl der Versuchstiere:	17		17		17	
reagierende Hechte:	10 (58,8 %)		12 (70,6 %)		14 (82,4 %)	

Fischernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):

kleine Futterfische: 4,7

große Futterfische: 0,06 ♀; 0,2 ♂

mittlere Futterfische: 0,06

erbrochen: 0,06

Tabelle 10: Reaktionen in den Versuchen nach 7-tägiger Fütterung mit
G = Guppies, W = Wasserasseln, T = Tubifex.

c) Krebsfresser: 7 Tage Moderlieschen:

Auch die Krebsfresser entschieden sich eindeutig für das Moderlieschen, wenn auch die Wasserassel noch wesentlich mehr Aufmerksamkeit erringen konnte als in der Wurmfresserserie (Tab. 11; Abb. 9 a, b, 10 c).

Die Reaktionshäufigkeit ist mit 81,3 % sehr hoch.

Die Krebsfresser fraßen wie die Wurmfresser in dieser Woche eher kleine Moderlieschen. Allerdings wurden große Fische nicht - wie bei den Tubifex-Hechten - völlig abgelehnt.

Krebsfresser (7 Tage Moderlieschen):

	<u>Versuch:</u>	
	M(1)-W(r)	
Vorstoß:	118	19
Schnappen:	59	16
insgesamt:	177	35
in %:	83,5 : 16,5	
Entscheidungen:	13	0
Anzahl der Versuchstiere:	16	
reagierende Hechte:	13 (81,3 %)	

Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):

kleine Futterfische:	1,5
große Futterfische:	0,5
erbrochen:	0,31

Tabelle 11: Reaktionen in den Versuchen nach 7-tägiger Moderlieschen-fütterung.

M = Moderlieschen, W = Wasserrassel.

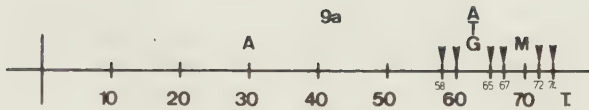


Abb. 9 a: Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit.

T = Tubifex; A = Wasserassel; G = Guppy; M = Moderlieschen.

Jeweils der erste der beiden Pfeile zeigt den Beginn des Hungerns vor den Versuchen an (am 58., 65. und 72. Tag).

Der 2. Pfeil zeigt den Versuchstag (am 60., 67. und 74. Tag).

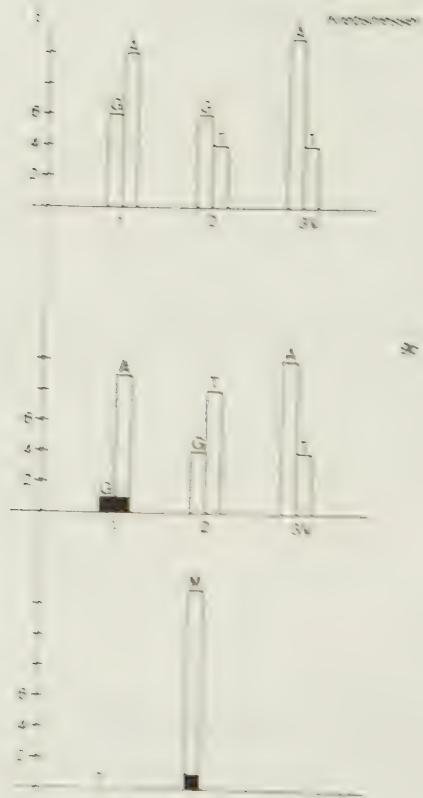


Abb. 9 b: In der oberen Kurve sind die Entscheidungen nach 60 Tagen Wasserasselein, in der mittleren nach 7 Tagen Wasserasselein, Guppy, Tubifex gleichzeitig, in der unteren nach 7 Tagen Medusentestis dargestellt. Abkürzungen siehe Abb. 9 a.
E = Entscheidungen.
Signifikante Entscheidungen sind durch einen schwarzen Sockel gekennzeichnet.

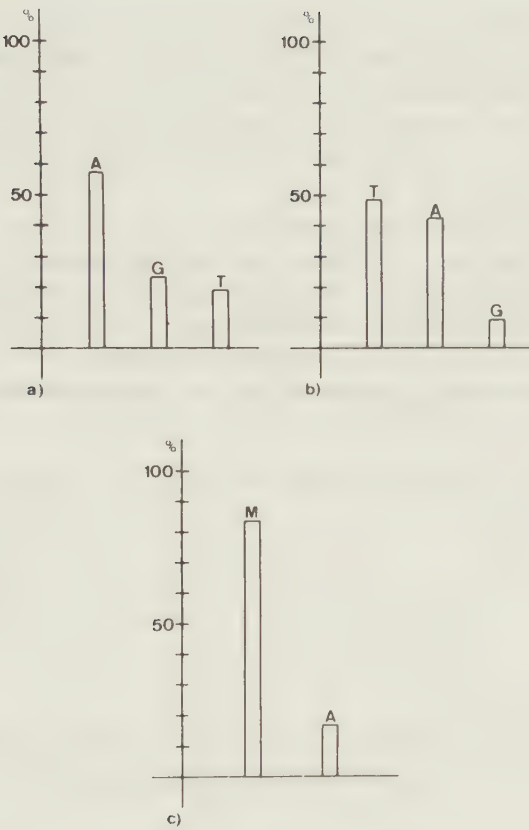


Abb. 10: Reihenfolge der Beutetiere nach ihrem prozentualen Anteil an allen Beutefanghandlungen, die in den Versuchsserien gezeigt wurden:

- a) nach 60 Tagen Wasserassel,
- b) nach 7 Tagen Tubifex, Guppy, Wasserassel gleichzeitig,
- c) nach 7 Tagen Moderlieschen.

T = Tubifex; G = Guppy; A = Wasserassel; M = Moderlieschen.

3. Teil:

a) 60 Tage Guppies:

Im ersten Versuch richteten die Hechte 72,5 % ihrer Reaktionen auf den Guppy. Auch gegenüber Tubifex erweist sich der Fisch als sehr attraktiv. Tubifex wirken auch in Verbindung mit der Wasserassel nicht stark. Sie lösen nur 16,4 % Vorstoß und Schnappen dieses Versuches aus (Tab. 12).

Die durchschnittliche Reaktionshäufigkeit liegt bei 53,3 %, ist also nicht besonders hoch im Vergleich zu den anderen Versuchen mit Hechtbrut. Auffallend gering im Vergleich zu den beiden anderen Versuchsgruppen vorher - Wurmfräser und Krebsfräser - ist die Zahl von Vorstoß und Schnappen. Sie wurden nur 122 mal gezeigt.

Davon entfielen auf die Wasserassel 49,2 %, auf den Guppy 41,8 % - also etwa gleich - und auf Tubifex 9 % (Abb 11 a, b, 12 a).

Fischfresser (60 Tage Guppies):

	<u>1. Versuch:</u>		<u>2. Versuch:</u>		<u>3. Versuch:</u>	
	G(l)-W(r)		G(l)-T(r)		W(l)-T(r)	
Vorstoß:	19	11	8	1	34	5
Schnappen:	18	3	6	1	12	4
insgesamt:	37	14	14	2	46	9
in %:	72,5 : 27,5		87,5 : 12,5		83,6 : 16,4	
Entscheidungen:	7 : 3		5 : 1		5 : 2	
Anzahl der Versuchstiere:	16		16		16	
reagierende Hechte:	11 (68,75 %)		6 (37,5 %)		7 (43,75 %)	

Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):

kleine Futterfische:	10,9
mittlere Futterfische:	12,7
große Futterfische:	11,9 ♀; 8,4 ♂
erbrochen:	0,25

Tabelle 12: Reaktionen in den Versuchen nach 60-tägiger Guppy-Fütterung:

G = Guppy; W = Wasserassel; T = Tubifex.

b) Fischfresser: 7 Tage G, T, W gleichzeitig:

Nachdem die Hechte, die zunächst nur Guppies als Beutetiere kannten, nun auch Wasserasseln kennengelernt haben, gewinnen diese an Attraktivität (Tab. 13). Asellus kann im 1. Versuch sogar etwas mehr Vorstoß und Schnappen auslösen als der Guppy. In den beiden anderen Versuchen sind Tubifex nun auch wirksamer.

Dennoch lösen Guppy und Wasserassel etwa im gleichen Verhältnis wie nach 60 Tagen Guppies mehr positive Reaktionen aus als Tubifex.

Der prozentuale Anteil der einzelnen Beutetiere an der Gesamtzahl von Vorstoß und Schnappen ist durch die 7-tägige Fütterung mit allen drei Beutetieren gleichzeitig nahezu nicht verändert worden (Abb. 11 a, b, 12 b).

Die Reaktionshäufigkeit beträgt durchschnittlich 52,1 %.

Fischfresser (7 Tage G, T, W gleichzeitig):

	<u>1. Versuch:</u>		<u>2. Versuch:</u>		<u>3. Versuch:</u>	
	G(1)-W(r)		G(1)-T(r)		W(1)-T(r)	
Vorstoß:	32	32	15	8	16	3
Schnappen:	21	30	14	2	6	2
insgesamt:	53	62	29	10	22	5
in %:	46 : 54		74,4 : 25,6		81,5 : 18,5	
Entscheidungen:	6 : 5		3 : 4		4 : 2	
Anzahl der Versuchstiere:	16		16		16	
Reagierende Hechte:	12 (75 %)		7 (43,75 %)		6 (37,5 %)	

Fischernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):

kleine Futterfische: 0,125

♀ Futterfische: 1,3

♂ Futterfische: 0,125

Tabelle 13: Reaktionen in den Versuchen nach 7-tägiger Fütterung mit G = Guppies; T = Tubifex; W = Wasserasseln.

c) Fischfresser: 7 Tage Moderlieschen:

Die Hechte, die Guppies schon während der 60 Tage dauernden Vorbereitung auf die erste Versuchsserie kennenlernten, entscheiden sich nun bei einer Wahl zwischen Moderlieschen und Guppy eindeutig (signifikant) für den bekannteren Fisch (Tab. 14). Über 70 % aller gezeigten Reaktionen kann der Guppy auslösen (Abb. 11 a, b, 12 c).

Die Reaktionshäufigkeit ist die höchste, die die fischfressenden Hechte überhaupt zeigten, nämlich 87,5 %.

Man sieht, daß die Fischfresser in dieser Woche, die den Versuchen vorausging, überhaupt keine kleinen Fische gefressen hatten. Sie wählten nur die großen Moderlieschen aus.

Fischfresser (7 Tage Moderlieschen):

	<u>Versuch:</u>	
	<u>M(1)-G(r)</u>	
Vorstoß:	31	75
Schnappen:	22	74
insgesamt:	53	149
in %:	26,2 : 73,8	
Entscheidungen:	2 : 12	
Anzahl der Versuchstiere:	16	
reagierende Hechte:	14 (87,5 %)	

Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):
große Futterfische gefressen: 1,6; erbrochen: 0,25.

Tabelle 14: Reaktionen in den Versuchen nach 7-tägiger Moderlieschen-
fütterung:

M = Moderlieschen; G = Guppy.

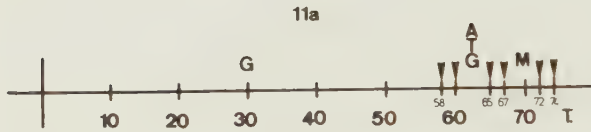


Abb. 11 a: Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit.

G = Guppy; A = Wasserassel; T = Tubifex; M = Moderlieschen.

Jeweils der erste Pfeil zeigt den Beginn des Hungerns vor den Versuchen an (am 58., 65. und 72. Tag). Der 2. Pfeil zeigt den Versuchstag (am 60., 67. und 74. Tag).

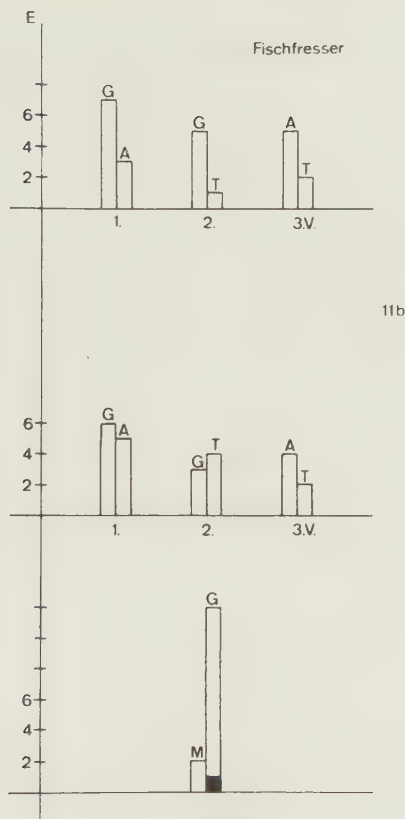
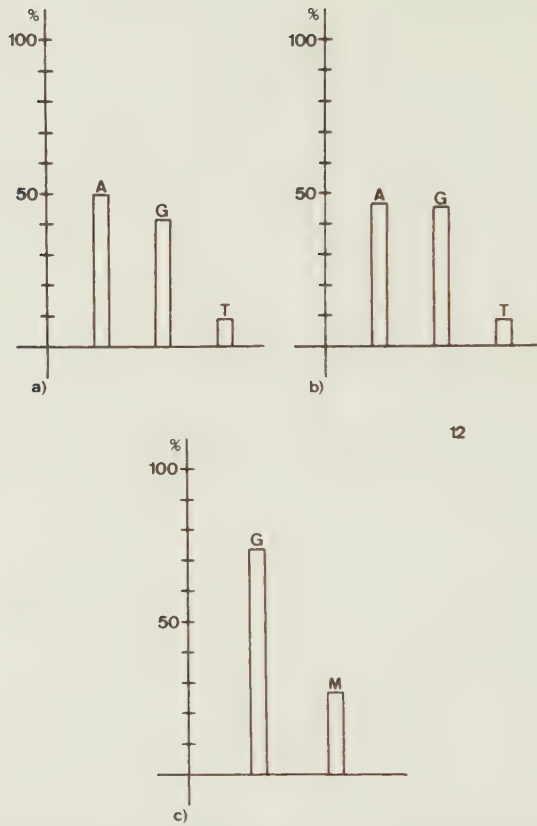


Abb. 11 b: In der oberen Kurve sind die Entscheidungen nach 60 Tagen Guppy, in der mittleren nach 7 Tagen Guppy, Tubifex, Wasserassel gleichzeitig, in der unteren nach 7 Tagen Moderlieschen dargestellt. Abkürzungen siehe Abb. 11 a.

E = Entscheidungen.

Signifikante Entscheidungen sind durch einen schwarzen Sockel gekennzeichnet.



12

Abb. 12: Reihenfolge der Beutetiere nach ihrem prozentualen Anteil an allen Beutefanghandlungen, die in den Versuchsserien gezeigt wurden:

- a) nach 60 Tagen Guppy,
- b) nach 7 Tagen Tubifex, Guppy, Wasserassel gleichzeitig,
- c) nach 7 Tagen Moderlieschen.

A = Wasserassel, G = Guppy, T = Tubifex, M = Moderlieschen.

4. Teil:

a) Allesfresser: 20 Tage Tubifex, 20 Tage Wasserasseln, 20 Tage Guppies:

Es schien lohnend, eine Gruppe von Versuchstieren Erfahrungen mit allen drei gebotenen Beutetieren sammeln zu lassen.

Im 1. Versuch löst Asellus mehr Vorstoß und Schnappen aus (Tab. 15), während der Fisch beinahe doppelt so viele Entscheidungen wie die Assel erzielt (Abb. 13 a, b). Im 2. Versuch jedoch ist der Guppy signifikant attraktiver. Er kann 66 % der Reaktionen auf sich lenken und zieht 5 mal mehr Entscheidungen als Tubifex auf sich. Tubifex sind auch im Vergleich zur Wasserassel wenig wirksam. Nur 1 Hecht entscheidet sich für die Würmer (signifikant).

Insgesamt löst die Wasserassel am häufigsten die beiden Beutefanghandlungen aus, nämlich 42,4 %, dicht gefolgt vom Guppy mit 39,4 %. Weit abgeschlagen bleibt Tubifex mit 18,2 % (Abb. 14 a).

Die Reaktionshäufigkeit beträgt 72,6 %. Aufschluß über die Anzahl der Fischfreßerfahrungen, die die Hechte in der Vorbereitungszeit sammelten, findet man ebenfalls in Tabelle 15.

Allesfresser (20 Tage T, 20 Tage W, 20 Tage G):

	<u>1. Versuch:</u>		<u>2. Versuch:</u>		<u>3. Versuch:</u>	
	G(l)-W(r)		G(l)-T(r)		W(l)-T(r)	
Vorstoß:	41	46	57	41	67	24
Schnappen:	28	38	44	11	32	3
insgesamt:	69	84	101	52	99	27
in %:	45,1 : 54,9		66,6 : 33,3		78,6 : 21,4	
Entscheidungen:	7 : 4		10 : 2		10 : 1	
Anzahl der Versuchstiere:	17		17		17	
reagierende Hechte:	12 (70,6 %)		13 (76,5 %)		12 (70,6 %)	

Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):

kleine Futterfische: 17,4

mittlere Futterfische: 2,2

große Futterfische: 3 ♀; 3,7 ♂

erbrochen: 0,1

Tabelle 15: Reaktionen in den Versuchen nach 60 Tagen Fütterung (je

20 Tage T = Tubifex, W = Wasserasseln, G = Guppies in dieser Reihenfolge).

b) Allesfresser: 7 Tage G, T, W gleichzeitig:

Die von den Allesfressern gezeigten Bevorzugungen nach 60 Tagen, in denen sie alle 3 Beutetiere nacheinander kennenlernten, haben sich in einer Woche gleichzeitiger Beuteanwesenheit völlig geändert (Tab. 16).

Nach 60 Tagen war die Wirkung von Guppy und Wasserasseln gleich, während Tubifex vom Fisch eindeutig übertroffen wurden. Nun ist die Wasserassel dem Fisch klar überlegen. Sie kann doppelt so viele Entscheidungen auf sich vereinigen wie der Guppy (Abb. 13 a, b). Ganz besonders reizvoll aber sind Tubifex geworden. Sie sind wesentlich wirksamer als Guppy und Asellus und werden signifikant bevorzugt. Über 90 % der Reaktionen im Versuch Guppy-Tubifex sind auf Tubifex gerichtet.

Die Reaktionshäufigkeit beträgt durchschnittlich 74,5 %. Die Berechnung des Anteils der einzelnen Beutetiere an der Gesamtzahl der Reaktionen zeigt die hervorragende Stellung von Tubifex deutlich: 59,2 % der Beutefangendhandlungen sind auf Tubifex gerichtet, nur 29,2 % auf die Wasserassel und nur 11,6 % auf den Fisch (Abb. 14 b).

Allesfresser (7 Tage G, T, W gleichzeitig):

	<u>1. Versuch:</u>		<u>2. Versuch:</u>		<u>3. Versuch:</u>	
	G(l)-W(r)		G(l)-T(r)		W(l)-T(r)	
Vorstoß:	18	40	6	72	18	68
Schnappen:	14	29	2	20	14	45
insgesamt:	32	69	8	92	32	113
in %:	31,7 : 68,3		8 : 92		22,1 : 77,9	
Entscheidungen:	4 : 8		2 : 11		1 : 12	
Anzahl der Versuchstiere:	17		17		17	
reagierende Hechte:	12 (70,6 %)		13 (76,5 %)		13 (76,5 %)	

Fischernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):

kleine Futterfische: 2

große Futterfische: 1,06 ♀; 1,4 ♂

erbrochen: 0,12

Tabelle 16: Reaktionen in den Versuchen nach 7-tägiger Fütterung mit G =
Guppies, T = Tubifex, W = Wasserassel gleichzeitig.

c) Allesfresser: 7 Tage Moderlieschen:

Die Allesfresser hatten in dieser Versuchsserie Gelegenheit, jedes der drei ihnen bekannten Beutetiere im Vergleich mit Moderlieschen zu sehen.

Im 1. Versuch wählen zwei Drittel der reagierenden Hechte Guppy. Er kann 59 % der Reaktionen auslösen.

Gegenüber dem Moderlieschen verblassen jedoch signifikant die Reize der ebenfalls bekannten Tubifex und Wasserassel, die beide nur sehr wenig Reaktionen auslösen können (Abb. 13 b).

Die Allesfresser fraßen in dieser Woche durchschnittlich einen kleinen und eineinhalb große Futterfische. Sie erbrachen relativ viel (Tab. 17).

Allesfresser (7 Tage Moderlieschen):

	<u>1. Versuch:</u>		<u>2. Versuch:</u>		<u>3. Versuch:</u>	
	M(1)-G(r)		T(1)-M(r)		W(1)-M(r)	
Vorstoß:	59	78	7	74	9	92
Schnappen:	29	49	3	58	7	54
Insgesamt:	88	127	10	132	16	146
in %:	41 : 59		7 : 93		9,9 : 90,1	
Entscheidungen:	5 : 10		1 : 14		2 : 14	
Anzahl der Versuchstiere:	17		17		17	
reagierende Hechte:	15 (88,2 %)		15 (88,24 %)		16 (94,1 %)	

Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit (Durchschnitt pro Hecht):

kleine Futterfische: 0,82

große Futterfische: 1,5

erbrochen: 1,06

Tabelle 17: Reaktionen in den Versuchen nach 7-tägiger Moderlieschen-
fütterung:

M = Moderlieschen, G = Guppy, T = Tubifex, W = Wasserassel.

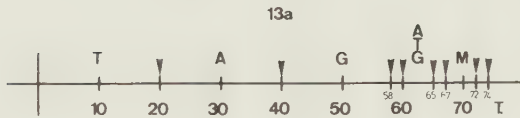


Abb. 13 a: Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit.

T = Tubifex; A = Wasserassell; G = Guppy; M = Moderlieschen.

Zuerst wurde 20 Tage Tubifex gefüttert. Den Beginn der darauffolgenden Wasserasselfütterung zeigt der Pfeil an. Nach 40 Tagen (Pfeil) begann Guppyfütterung. Jeweils der linke der Doppelpfeile zeigt den Beginn des Hungerns vor den Versuchen an (am 58., 65. und 72. Tag). Der 2. Pfeil zeigt den Versuchstag (am 60., 67. und 74. Tag).

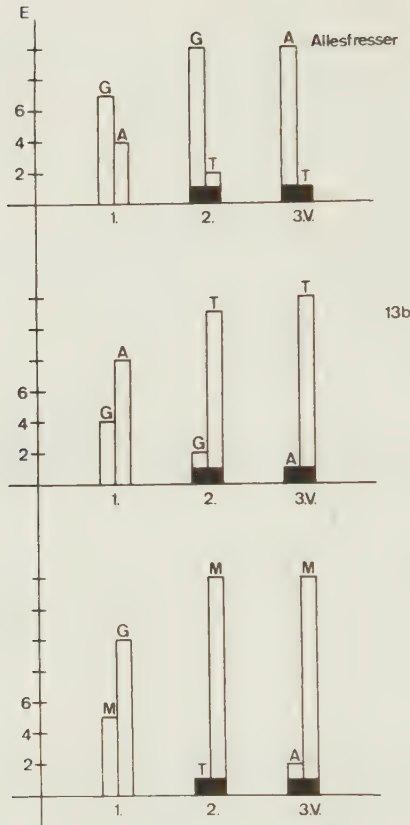


Abb. 13 b: In der oberen Kurve sind die Entscheidungen nach 60 Tagen Tubifex, Wasserassel und Guppy (nacheinander), in der mittleren nach 7 Tagen Guppy, Tubifex, Wasserassel gleichzeitig, in der unteren nach 7 Tagen Moderlieschen dargestellt. Abkürzungen s. Abb. 13a. E = Entscheidungen. Signifikante Entscheidungen sind durch einen schwarzen Sockel gekennzeichnet.

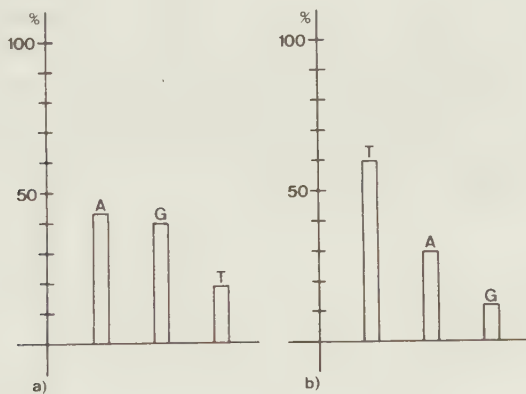


Abb. 14: Reihenfolge der Beutetiere nach ihrem prozentualen Anteil an allen Beutefanghandlungen, die in den Versuchsserien gezeigt wurden:

- a) nach 20 Tagen Tubifex, 20 Tagen Wasserasseln, 20 Tagen Guppies nacheinander,
- b) nach 7 Tagen Wasserassel, Guppies, Tubifex gleichzeitig.

A = Wasserassel; G = Guppy; T = Tubifex.

5. Teil:

Attrappenversuche:

Zusätzlich zu den bisherigen Versuchen wurden auch Attrappenversuche durchgeführt, die Aufschluß über eine angeborene Formbevorzugung geben sollten. Im Versuch waren 30 Hechte, die nur Tubifex-Freßerfahrungen (außer 1 Woche Wasserflohütterung nach dem Dottersackstadium) hatten. 10 dieser Hechte waren 86, 20 Hechte 130 Tage lang mit Tubifex ernährt worden.

In Tabelle 18 sieht man, daß Vorstoß und Beißen (letzteres bisher wegen der Plexiglasabgrenzung nicht möglich) relativ selten gezeigt wurden, dann allerdings praktisch ausschließlich auf die Fischform gerichtet sind, die statistisch signifikant bevorzugt wird. Bei der Wahl zwischen Wurm- und Asselattrappe entscheiden sich 6 Hechte für den Wurm und nur einer für die Wasserassel (Abb. 15 a, b).

Attrappenversuche (mit Wurmfräser-Hechten):

	<u>1. Versuch:</u>		<u>2. Versuch:</u>		<u>3. Versuch:</u>	
	W(1)-A(r)		F(1)-A(r)		W(1)-F(r)	
Fixieren:	11	6	21	5	6	14
Anschwimmen:	4	-	7	1	-	-
Einstellen:	1	-	2	-	-	2
Vorstoß:	1	-	5	-	2	7
Beißen:	1	-	5	-	2	4
insgesamt:	18	6	40	6	10	27
in %:	75 : 25		87 : 13		27 : 73	
Entscheidungen:	6 : 1		10 : 1		2 : 9	
Anzahl der Versuchstiere:	30		30		30	
reagierende Hechte:	10 (33 %)		13 (43,4 %)		13 (43,4 %)	

Ernährung in der Versuchsvorbereitungszeit: Tubifex.

Tabelle 18: Reaktionen in den Versuchen mit W = Wurmattrappe, A = Wasserasselattrappe, F = Fischattrappe.

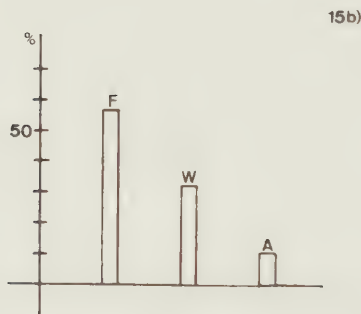
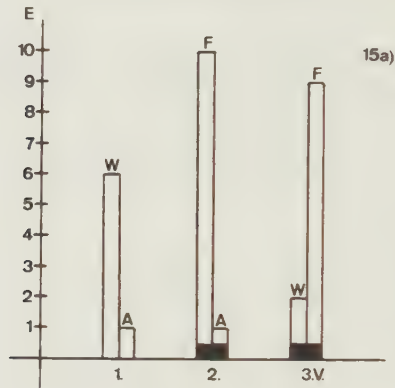


Abb. 15 a: Darstellung der Entscheidungen zwischen den einzelnen Attrappen.
W = Wurmform; A = Wasserasselform; F = Fischform.
Die Versuchstiere hatten vorher nur Tubifex gefressen. Signifikante Entscheidungen sind durch einen schwarzen Sockel gekennzeichnet.

Abb. 15 b: Reihenfolge der Attrappen nach ihrem prozentualen Anteil an allen Beutefanghandlungen, die in diesen 3 Versuchen gezeigt wurden.

6. Teil:

Wachstum und Mortalität:

Das Wachstum der Hechtbrut wurde von dem Tag an, von dem an die Tiere einzeln in Aquarien lebten, genau verfolgt. Die Gruppe, die am schnellsten wuchs, war die Fischfressergruppe. Ihre erreichte Endgröße wurde mit 100 % gleichgesetzt.

Im Vergleich dazu erreichten die Krebsfresser 77,2 % dieser Größe, die Allesfresser 77 %. Etwas weiter zurück blieben die Wurmfresser mit 72,2 %. 100 % entsprachen einer durchschnittlichen Körperlänge von 9,5 cm, 77,2 % entsprachen 7,2 cm, 77 % waren 7,1 cm und 72,2 % entsprachen 6,8 cm Körperlänge (Abb. 16).

Aufschluß über die Mortalität in den einzelnen Hechtgruppen gibt Abbildung 17. Man sieht, daß sich die Wurmfresser zunächst sehr gut entwickeln, dann aber eine hohe Mortalität aufweisen, die sich auch nach 60 Tagen, als anderes Futter geboten wurde, nicht mehr ändern läßt.

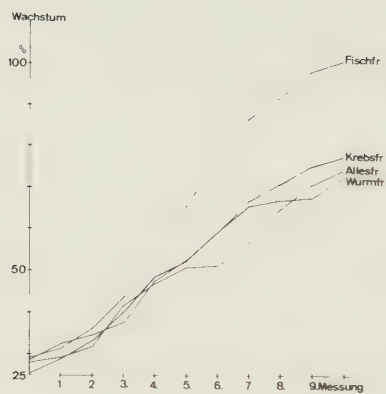


Abb. 16: Wachstum der einzelnen Hechtgruppen.

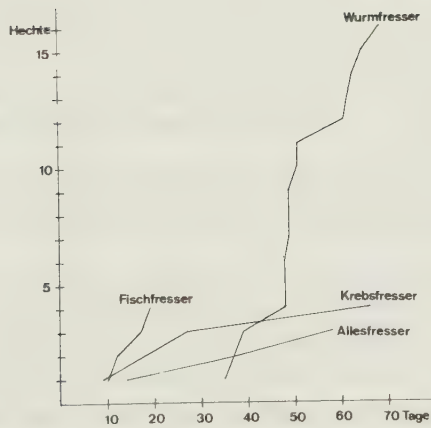


Abb. 17: Mortalität der einzelnen Hechtgruppen.

3. Diskussion: Versuche mit Hechtbrut (Hechte mit "bekannter" Futtererfahrung):

Schußhechte, die erst wenige Monate alt sind, besitzen bereits individuelle Futterbevorzugungen, die kaum zu ändern sind. Man muß also annehmen, daß diese Vorlieben zu einem früheren Zeitpunkt erworben worden sind. Hier liegt der Gedanke an eine Nahrungsprägung nahe. Vielleicht aber kann es sich auch um eine operante Konditionierung handeln.

Zuerst soll der Begriff der Prägung definiert werden: Lorenz (1935, 1937) untersuchte besonders Lernvorgänge bei Vögeln, die sich auf eine bestimmte ontogenetische Phase beschränken und für die eine hohe Stabilität typisch ist.

Dieses Lernen nannte er Prägung und kennzeichnete es durch mehrere Kriterien:

1. erfolgt die Prägung nur während einer sensiblen Phase,
2. findet die Festlegung des Zielobjektes zu einem Zeitpunkt statt, an dem die dazugehörige Reaktion noch nicht ausgebildet ist,
3. werden nur überindividuelle Merkmale geprägt,
4. ist die Prägung irreversibel.

Auch Immelmann (1970 b), der Sexualprägung bei Prachtfinken beobachtete, kam zu diesem Ergebnis.

Am besten untersucht sind bisher Prägungserscheinungen, die die Wahl des Geschlechtspartners (Schutz, 1972) oder der Mutter bzw. der Eltern betreffen.

Schon bei der Nachfolgeprägung jedoch können nicht alle 4 Forderungen von Lorenz erfüllt werden. Die Fixierung auf die Mutter oder die Eltern erfolgt erst durch das Nachlaufen selbst (Immelmann, 1971 a). Hier gibt es also keine zeitliche Differenz zwischen Objektfixierung und Ausführen der Handlung. Außerdem werden möglicherweise bei der Nachfolgeprägung individuelle Merkmale geprägt, da die Mutter oder die Eltern stets anderen Eltern - auch der eigenen Art - vorgezogen werden.

Noch wenig erforscht sind Prägungsleistungen beim Nahrungserwerb.

Pimentel et al. (zitiert nach Buchholtz, 1973) züchteten Stubenfliegen auf Fischmehl oder reifen Bananenschalen. Die Imagines wählten später für die Eiablage jeweils das Substrat, auf dem sie selbst aufgewachsen waren.

Für diese Nahrungsprägung treffen ebenfalls nicht alle 4 Lorenz'schen Kriterien zu. So ist hier zwar besonders gut die Vorzeitigkeit der Prägung

erkennbar. Wahrscheinlich aber wird eine Fliege, die für die Eiablage weder Fischmehl noch reife Bananenschalen findet (bzw. das Substrat, auf das sie geprägt wurde), dennoch ihre Eier irgendwo ablegen müssen. Die beobachtete Prägungsleistung ist also nur bei Wahlmöglichkeit erkennbar.

Burghardt und Hess (1966) und Burghardt (1967; beide zitiert nach Buchholtz, 1973) beobachteten bei Schnappschildkröten eine sensible Phase in den ersten 12 Lebenstagen. Die Nahrung, die die Tiere in diesem Zeitraum kennengelernt hatten, bevorzugten sie ausschließlich stets im Wahlversuch.

Auch Allen und Littleford (1955) untersuchten Schildkröten. Sie fanden, daß frisch geschlüpfte Diamantschildkröten Nahrung zunächst ziemlich unterschiedslos fressen. Nach 3 Wochen jedoch entwickeln sie Futterbevorzugungen, die äußerst schwer zu ändern sind. So lehnten Tiere, die mit Rindfleisch aufgezogen wurden, jede andere Nahrung ab.

Die Beispiele zeigen, daß bei Nahrungsprägung oft die Festlegung des Zielobjektes zu einem Zeitpunkt stattfindet, an dem die Reaktionen, die mit der Nahrungsaufnahme verbunden sind, schon ausgebildet sind. Schließlich muß jedes Tier in einem frühen Stadium fressen.

Auch die Irreversibilität einer Nahrungsprägung ist fraglich. So kann es zwar für ein Entenküken tödlich sein, wenn es auf irgendein bewegtes oder tönendes Objekt und nicht auf die Mutter zuläuft. Wenn aber Nahrungsprägung die Aufnahme anderer Nahrung, auf die das Tier nicht geprägt ist, stets ausschließen würde, müßten nahrungsgeprägte Tiere vermutlich ziemlich häufig verhungern. Gerade im Freiland haben Tiere vielleicht nicht immer Gelegenheit, zwischen mehreren Futterarten zu wählen.

Apfelbach (1973) stellte beim Iltis fest, daß dieser bei Wahlmöglichkeit die Futterarten bevorzugt, die er in frühester Jugend kennengelernt hat. In Notzeiten und bei Hunger jedoch erweitert er seinen Beutekatalog.

Hess (1975) fordert die Irreversibilität auch für die Nahrungsprägung und zitiert als Beispiel die Ergebnisse von Padilla (1935). Dieser Autor zog Hühnerküken auf, die in ihren ersten 8 bis 14 Lebenstagen nicht picken durften. Die Tiere waren anschließend unfähig, nach Körnern zu picken und verhungerten mitten im Überfluß. Sie konnten jedoch anschließend an die ersten 14 Lebenstage durch 2 Wochen intensiver Übung das Picken erlernen. Dieser spätere Lernvorgang - der eigentlich der Irreversibilität wider-

spricht - kann sicher nicht als Prägung bezeichnet werden. Nach Immelmann (1970 a) ist nämlich Prägung an einen bestimmten Entwicklungszustand des Organismus gebunden. Sie kann deshalb nur in einer genau festgelegten Zeitspanne - der sensiblen Phase - erfolgen und ist danach nicht wiederholbar. Möglicherweise handelt es sich bei dem 2. Lernvorgang um eine operante Konditionierung.

Rabinowitch (1968) beobachtete, daß Möwenküken ziemlich stabile Futterbevorzugungen ausbilden, die auf den ersten Futtererfahrungen basieren. Der Autor glaubt, daß Tiere, die bereits spezialisiert sind, unbekanntes Futter gar nicht als Nahrung erkennen. Nach seiner Ansicht beruht dieses Ergebnis auf mangelnder Erfahrung mit dem neuen Futter.

In diesem Fall müßten sich eigentlich Spezialisierungen ändern lassen, wenn man nur die Tiere veranlassen kann, Erfahrungen mit andersartigem Futter zu sammeln.

Bevorzugungen jedoch, die bei Wahlmöglichkeit immer wieder erkennbar sind (auch wenn zwischenzeitlich nicht bevorzugte Nahrung aufgenommen wurde), lassen sich so nicht erklären.

In der Arbeit von 1968 gelang es Rabinowitch zwar, Möwenküken zum Fressen anderer Nahrung zu veranlassen, indem er das neue Futter einfach in den Vogelschnabel steckte. Nach einer früheren Veröffentlichung aber (1961) verhungerten Haushühner, umgeben von Nahrung, auf die sie nicht geprägt waren.

Nach heutiger Erkenntnis zeichnet sich der Lernvorgang der Prägung - gleichgültig, in welchem Funktionskreis - durch eine streng festgelegte sensible Phase und durch große Stabilität aus, die sich allerdings im Extremfall bis zur Irreversibilität steigern kann (Immelmann, 1970 b).

Nach Buchholtz (1973) kann Prägung zu einer Informationsspeicherung im datenverarbeitenden System führen. Durch dieses obligatorische Lernen (Tembrock, 1964) wird vielleicht aus einem angeborenen Auslösemechanismus (AAM) ein durch Erfahrung modifizierter angeborener Auslösemechanismus (EAAM).

Als Beispiel möchte ich Schutz (1972) zitieren. Er fand, daß sich Stockenten viel leichter auf andere Entenarten als z. B. auf Hühner, Rallen oder auch auf Menschen sexuell prägen lassen. Möglicherweise gibt es also eine gewisse angeborene "Sexualpartnervorstellung", die dann durch den Lernvorgang der Sexualprägung genauer spezifiziert wird. Erst durch die

Spezifizierung eines AAM entsteht ein sinnvoller Objektbezug. Diese Form der Prägung (z. B. auf Artgenossen oder auf Nahrung) wird deshalb auch als Objektprägung oder neurosensorische Prägung bezeichnet (Buchholtz, 1973).

Bisher gibt es nur sehr wenige Arbeiten, in denen Lernvorgänge bei Fischen als Prägung bezeichnet worden sind. Sie befassen sich mit Sexual- bzw. Geschwisterprägung.

So stellten Fernö und Sjölander (1973) fest, daß Platy-Männchen Weibchen der Farbvariante bevorzugen, mit denen sie 2 Monate nach Erreichen der Geschlechtsreife gehalten worden waren. Verbrachten aber solchermaßen "geprägte" Männchen anschließend 6 Wochen mit Weibchen einer anderen Farbvariante, so verringerte sich die ursprüngliche Bevorzugung oder verschwand sogar ganz. Bei diesen Ergebnissen überrascht die Anwendung des Begriffes Prägung. Weder erscheint hier eine Abgrenzung der sensiblen Phase erkennbar noch gibt es eine auffallende Stabilität.

Auch in der Arbeit von Sjölander, Fernö (1973) wird von "Sexualprägung" berichtet. Allerdings war die Zahl der Versuchstiere sehr klein: es waren nur 4 Cichliden, deren "Prägung" allmählich verschwand, nachdem sie mit Artgenossen zusammen waren.

In der Arbeit von Kop und Heuts (1973), die Buntbarsche mit einem Tilapia-schwarm aufwachsen ließen, wird die Bezeichnung Prägung etwas vorsichtiger gehandhabt. Zwar war hier die Bevorzugung noch nach 110 Tagen statistisch signifikant, dafür waren es aber nur 2 Versuchstiere.

Vor die Wahl zwischen Guppy und Asellus gestellt, wählen Hechte, die nur mit Tubifex Freßerfahrungen gesammelt haben, diese beiden unbekannten Beutetiere nahezu in gleichem Maße. Bei Wahl Tubifex-Guppy sind Tubifex signifikant attraktiver als der Guppy. Sie können 93 % aller Reaktionen auf sich vereinigen. Asellus ist ebenfalls weniger wirksam als Tubifex.

An diesen Entscheidungen ändert sich grundsätzlich nichts durch die Möglichkeit, 7 Tage lang alle Beutearten gleichzeitig fressen zu können. Die Ergebnisse aber werden noch eindeutiger. Nun wird der zunächst geringe Vorsprung des Guppy gegenüber Asellus mit 86,4 % der Reaktionen signifikant. Im 3. Versuch wird die Bevorzugung der Tubifex deutlicher: nun entscheiden sich $\frac{2}{3}$ aller reagierenden Hechte für Tubifex.

Erstaunlich ist die Tatsache, daß in dieser Woche von insgesamt 25 Hechten nur 10 überhaupt einen Fisch fraßen. Von diesen 10 Tieren reagierten 4 im Versuch nicht, 6 entschieden sich für Tubifex.

Diese Ergebnisse sind vielleicht ein Hinweis auf eine mögliche Nahrungsprägung.

Nach einer Woche, in der die Hechte nur Moderlieschen bekamen, bevorzugten sie nun den Fisch. Nur scheinbar widerspricht diese Wahl den vorigen Ergebnissen.

In diesen 7 Tagen waren die Hechte gezwungen, Fische zu fressen, wenn sie nicht verhungern wollten, weil keine andere Nahrung da war (im Gegensatz zu der vorigen Woche, in der sie Tubifex, Asellus und Guppy gleichzeitig fressen konnten).

Nun sind nach Weatherley (1972) viele der räuberisch lebenden Fische nur dann in der Lage, über eine bestimmte Größe hinauszuwachsen, wenn sie andere Fische fressen. Nach Griffiths (1975) fressen Wirbeltiere im allgemeinen das energetisch günstigste Futter.

Meine Beobachtungen, daß die Wurmfräser stets sehr dünn waren - außer unmittelbar nach der Fütterung - und daß sie im Vergleich zu Fischfressern und Allesfressern mit Abstand mehr ausschieden, scheinen die Ansicht Beukemas (1968) zu bestätigen, der Tubifex für sehr leicht verdauliches Futter hält.

Bei Betrachtung der Wachstumskurven der Versuchshechte (Abb. 16) ist auffallend, daß die Gruppe, die nur Tubifex fraß, am Ende der Versuche durchschnittlich am kleinsten war (6,8 cm). Jedoch nicht nur diese Hechte, die einzeln in Aquarien gelebt hatten und eventuell nicht so günstige Wasserverhältnisse vorfanden, waren kleiner. Auch die Hechte der Zusatzgruppe, die zum einen 19 Tage länger Tubifex gefressen hatten und zum anderen in einzelnen Abteilen eines großen Beckens in sehr guten Wasserverhältnissen aufgewachsen waren, waren im Vergleich zu den Fischfressern in ihrer Größe deutlich zurückgeblieben. Nach 79 Tagen waren sie durchschnittlich nur 6,97 cm lang und lagen damit nicht nur hinter den Fischfressern - 9,5 cm -, sondern auch hinter den Krebs- und Allesfressern - 7,1 bzw. 7,2 cm - zu diesem Zeitpunkt. Die Hechte schließlich, die in den Attrappenversuchen verwendet wurden, waren nach 86-tägiger Tubifexfütterung durchschnittlich 7,1 cm, nach 130 Tage dauernder Tubifexfütterung nur 7,23 cm lang.

Diese Beobachtungen sprechen dafür, daß über einen längeren Zeitraum Tubifex kein besonders günstiges Futter für Hechte sind. Die Wurmfräser mußten auch z. B. im Vergleich zu den Fischfräsern viel öfter fressen, vielleicht, weil sie so viel ausschieden.

In diesem Zusammenhang sind die Attrappenversuche mit 3 verschiedenen Formen aufschlußreich. Obwohl auch diese Hechte nur Tubifex gefressen hatten, entschieden sie sich signifikant für die Fischform vor der Wurm- und Asselform. Dies spricht für eine angeborene Fischformbevorzugung. Möglicherweise haben der offenbar niedrige Sättigungswert der Tubifex und die angeborene Fischformbevorzugung die Wahl des Moderlieschens verursacht.

Die Hechte, die 60 Tage lang Wasserasseln gefressen hatten, hatten wie die Wurmfräser ein Beutetier kennengelernt, das im Freiland bei der Ernährung von Hechten eher eine untergeordnete Rolle spielen dürfte.

Sie wählten in den Versuchen stets die bekannte Wasserassel vor den unbekannten Beutetieren Tubifex und Guppy. Zwischen Tubifex und Guppy machten sie jedoch kaum einen Unterschied.

Nach 7 Tagen Bekanntschaft mit allen 3 Beutearten wird der Vorsprung der Wasserassel gegenüber dem Guppy signifikant größer, obwohl alle Hechte bis auf einen Guppies gefressen hatten. Nun überrascht jedoch die dominierende Rolle von Tubifex im Vergleich zum Guppy, der nur 15,4 % der Reaktionen auslöst. Die Größe der Beutetiere war etwa gleich. Dies konnte keine Rolle spielen.

Vielleicht hat die Bewegungsweise der einzelnen Beutetiere diese Entscheidung mitbeeinflußt. Die Wasserasseln nahmen nach meinen Beobachtungen nur selten größere Ortsveränderungen vor. Meist saßen sie zu mehreren auf dem Beckenboden oder liefen langsam herum. Tubifex sind relativ ortsgebunden. Im Vergleich zu diesen Tieren sind Guppies ungewöhnlich beweglich. Eventuell waren die Fische deshalb keine so leicht zu fangende Beute wie Wasserassel oder Tubifex.

Hier erscheint es wichtig, auf den großen Einfluß der Beutebewegung auf den Hecht hinzuweisen. Nach Wunder (1927), Meesters (1939 - 1941) und Braum (1963) ist die Bewegung der Beute der wichtigste auslösende Reiz für den Hecht.

Wunder (1927) arbeitete u. a. mit geblendeten Hechten. Diese reagierten auf jede Bewegung und waren imstande, genügend Nahrung zu finden. Meesters

(1939 - 1941) testete Hechte mit bewegten und unbewegten Fischen, deren Körperform z. T. drastisch reduziert war. Seine Hechte beachteten zwar auch unbewegte Beute; zum Schnappen ließen sie sich im wesentlichen jedoch nur durch Bewegungen verleiten. Braum (1963) schließlich untersuchte die ersten Beutefanghandlungen junger Hechte und stellte fest, daß nur bewegte Objekte Reaktionen auszulösen vermögen.

Die Wasserasselfresser entschieden sich nach 7 Tagen ausschließlicher Moderlieschenkost wie die Wurmresser für das Moderlieschen.

Wieder können die oben genannten Gründe die Entscheidung beeinflußt haben: bei den Wasserasselfressern war die Menge der Ausscheidungsprodukte wie bei den Wurmressern sehr hoch. Häufig waren sogar noch Asselteile, z.B. Beine, erkennbar. Nach Winberg (1960, zitiert nach Beukema, 1968) nimmt die Futterraufnahme um etwa 20 % zu, wenn unverdauliche Nahrung den Fisch verläßt.

Zum anderen erleichterte vielleicht auch diesen Hechten die angeborene Fischformbevorzugung die Entscheidung für das Moderlieschen. Als drittes kann die Größe des Fisches eine Rolle gespielt haben. Moderlieschen von ca. 1 cm Länge starben bereits auf dem Transport vom Weiher ins Institut. So konnten nur Fische von 1,5 cm - immerhin um die Hälfte größer als die Wasserassel - im Versuch geboten werden.

Die Fischfresserhechte bevorzugten nach 60 Tagen im Versuch ebenfalls die Beute, die sie kannten, vor den unbekannten Beutetieren. Die Wasserassel ist jedoch wesentlich erfolgreicher als Tubifex.

Nach 7 Tagen Fütterung mit allen 3 Beutearten gewinnt die Wasserassel erheblich an Wirkung, während Tubifex im Vergleich zum Guppy erfolgreicher werden.

Nach einer Woche Moderlieschenfütterung bleibt jedoch der Guppy signifikant attraktiver, obwohl auch hier im Versuch das Moderlieschen 1,5 cm, der Guppy nur 1 cm lang war. Hier hat das gewohnte Futter bereits die attraktive Fischform.

Insgesamt trafen die Fischfresserhechte durchschnittlich um mindestens $\frac{1}{4}$ weniger Entscheidungen als die anderen Hechte. Auch die Anzahl ihrer Reaktionen in allen Versuchen war wesentlich kleiner:

Wurmresser:	Krebsfresser:	Fischfresser:	Allesfresser:
1222 R	1630 R	505 R	951 R
96 E	89 E	61 E	88 E

(R = Reaktionen; E = Entscheidungen).

Meiner Ansicht nach ist dies eine Folge ihres guten Ernährungszustandes (auch die Allesfresser, die 20 Tage vor dem ersten Versuch Guppies gefressen hatten, reagieren seltener als die Gruppen, die keine Fische kannten), der durch 2 Tage Hungern wesentlich weniger beeinträchtigt schien als bei den anderen Gruppen (Wurmfresser, Krebsfresser).

Die Allesfresser beachten nach 60 Tagen, in denen sie nacheinander die 3 Beutearten kennenlernten, Guppies mehr als die Wasserassel und sogar signifikant stärker als Tubifex. Dies ist genau die umgekehrte Reihenfolge des Kennenlernens. Die Fütterung mit Tubifex lag am weitesten zurück. Tubifex werden auch von der Wasserassel signifikant übertroffen.

Nur bei dieser Hechtgruppe führt die eine Woche, in der alle 3 Beutearten gleichzeitig gefressen werden konnten, zu entscheidenden Änderungen in der Bevorzugung. Nun unterliegt der Guppy jedesmal den anderen Beutetieren ganz deutlich, die bei jeder Darbietung signifikant bevorzugt werden. Weitaus am attraktivsten sind Tubifex. Aber auch die Wasserassel hat - im Vergleich zum Guppy - an Wirkung gewonnen.

Möglicherweise sind daraus Schlüsse auf einen Prägungszeitpunkt zu ziehen. Hess (1959) ermittelte bei Stockentenküken, daß sie von der 1. bis zur 32. Stunde ihres Lebens geprägt werden können. Im Alter von 13 bis 16 Stunden kommt ein Maximum der Prägsamkeit zum Ausdruck. Nach diesem Zeitraum verringert sich die Prägungsstabilität.

Wie bei diesen Ergebnissen könnte man - im Falle von Prägung - bei Hechtbrut (nach Erreichen einer fischfreßfähigen Größe) in den nächsten 60 Tagen (in denen sie definiert gefüttert wurde) unterschiedliche Prägsamkeit annehmen. Im ersten Drittel dieses Zeitabschnitts läge das Prägungsmaximum: starke Bevorzugung von Tubifex.

Es ist nicht verblüffend, daß diese Entscheidung, selbst wenn sie auf Prägung beruhen sollte, erst nach der erneuten Gelegenheit, alle 3 Beutetiere zu fressen, so ausfiel. Nach Schutz (1972) ist für den Erwerb der Prägungsspezifität späteres Lernen der Merkmale des Objektes von großer Wichtigkeit, weil es zur Stabilität der Reaktion beiträgt. Bekräftigung des Prägungseindrucks spielt also eine wichtige Rolle.

Nach 7-tägiger Moderlieschenfütterung bevorzugen die Allesfresser mit einer $\frac{2}{3}$ Mehrheit klar den Guppy vor dem Moderlieschen, das allerdings signifikant stärker als die Wasserassel wirkt.

Die Bevorzugung des Guppy würde auf eine Prägsamkeit auch während des letzten Drittels dieser 60 Tage hinweisen.

Wie bei allen Entscheidungen für das Moderlieschen im Vergleich zu Tubifex oder Wasserassel, die von den einzelnen Gruppen gezeigt wurden, scheint bei der Wahl zwischen einem Fisch und einer andersartigen Beute die angeborene Fischformbevorzugung den Ausschlag zu geben.

Vor die Wahl zwischen einem in früher Jugend kennengelernten Fisch und einem unbekannten Fisch (auch wenn mit dem unbekannten Fisch inzwischen Freißerfahrungen gesammelt wurden) gestellt, wählen Hechte jedoch den bekannten Fisch. Diese Bevorzugung müßte erlernt sein.

Meine Schußhechte waren 14 bis 25 cm lang und ca. ein halbes Jahr alt. Sie besaßen bereits bestimmte Futterbevorzugungen, die durch eine 60 Tage dauernde Fütterungszeit nicht geändert werden konnte. Die Hechte von Beyerle und Williams (1968) waren 17,5 bis 58,5 cm, die von Mauck und Coble (1971) 11 bis 101 cm, die von Coble (1973) 34,3 bis 38,3 cm lang. Alle diese Hechte fraßen bereits selektiv. Ihre Selektivität konnte durch bis zu 301 Tage dauernde Fütterungen mit einer Beuteart nicht geändert werden. Die gezeigten Futterbevorzugungen müssen also in früher Jugend (Hechte kleiner als 11 cm!) erworben worden sein und erweisen sich als sehr stabil.

Diese beiden Kriterien lassen sich nicht nur für prägungsähnliche Lernvorgänge nachweisen, sondern können sich auch z. B. bei der operanten Konditionierung finden (Buchholtz, 1978, mündliche Mitteilung; Definition der operanten Konditionierung S. 27). Hess (1975) erwähnt ebenfalls das Vorhandensein "sensibler Phasen" bei anderen Lernformen. Er stellt einen Vergleich zwischen Prägung und "Assoziationslernen" (Definition siehe unten) an:

Lernen durch Prägung findet rasch statt, das Erlernte wird auch nach Absetzen einer Belohnung nicht verlernt (z.B. die am 3. Tag erlernte Pickbevorzugung bei Hühnerküken). Außerdem verringert Prägung sozusagen die unbedingten Reize; d. h. z.B. bei der Nachfolgeprägung, daß ein Küken nur noch seiner Mutter (Eltern), nicht anderen erwachsenen Tieren der gleichen Art, nachläuft.

Der Lernprozeß des "Assoziationslernens" verläuft wesentlich langsamer. Die erlernte Reaktion läßt nach Entzug der Belohnung nach (z. B. später

erlernte Pickreaktion bei Küken). Als Drittes erwähnt Hess, daß ein konditioniertes Tier das Erlernte leicht auf andere Objekte "generalisieren" kann. So erhöht sich die Anzahl der Reize, auf die das Tier mit konditionierten Reaktionen dieser Art reagiert.

Dieser dritte Punkt widerspricht eigentlich einer auffallenden Stabilität der operanten Konditionierung.

Bryan und Larkin (1972) beobachteten bei verschiedenen Forellenarten, daß Individuen charakteristisch bestimmte Beutearten bevorzugen. Diese Bevorzugungen hielten bis zu einem halben Jahr an. Bryan (1973) gelang es auch, bei Forellenbrut individuelle Futterbevorzugungen zu erreichen. Fütterte er anschließend jedoch ein anderes Futter (ausschließlich), so wurde diese neue Nahrung bei Wahlversuchen vorgezogen.

Diese Lernvorgänge können meiner Meinung nach sehr gut durch die operante Konditionierung erklärt werden.

Die Futterbevorzugungen bei Forellen scheinen aber bei weitem nicht so stabil zu sein wie die Futtervorlieben bei Hechten. Hier konnten immerhin 60 Tage bis 301 Tage dauernde Fütterungen mit 1 Futterart keinerlei Änderung der Bevorzugungen bewirken. Diese Stabilität ist außerordentlich.

Die Hechte, die ich vom Dottersack an aufzog, wählten in allen Versuchen stets den bekannten Fisch, den sie in den ersten 60 Tagen kennenlernten, gegenüber anderer Beute. Nur die Hechte, die in den ersten 60 Tagen keine Fische, sondern Tubifex bzw. Asellus kennengelernt hatten, zogen - nachdem sie gezwungenermaßen Fische gefressen hatten - dann den Fisch vor. Vielleicht ist hier ein Zitat von Hess (1975) angebracht: "Wenn bei künstlicher Prägung nichtpassende Objekte verwendet werden, wird oft nur eine unvollständige Prägung bewirkt und sind die Folgen solcher Verfahren nicht vollkommen irreversibel". Möglicherweise entsprechen Tubifex und Asellus dem AAM (angeborener Auslösemechanismus) der Beute (z.B. vielleicht der Fischform) beim Hecht so wenig, daß sie sich nur schlecht prägen lassen. Hess (1975) betont ausdrücklich, daß nicht jedes Objekt geprägt werden kann.

Sicher ist es überraschend, daß die Allesfresserhechte den Guppy dem Moderlieschen vorzogen, obwohl sie den ersten Fisch erst nach 40 Tagen Fütterung mit Tubifex und Asellus kennengelernt hatten.

Nach Hess (1975) bedarf Prägung umso längerer Zeit und ist der Erfolg umso geringer, je weniger das Objekt dem AAM gleicht.

Der Lernvorgang der Prägung böte eine gute Erklärung für die Individualbevorzugungen bei Hechten. Jeder Hecht könnte z. B. während der sensiblen Phase andere Erfahrungen sammeln. Beutearten, die in großer Menge vorkommen (z.B. Moderlieschen und Karauschen) wären naturgemäß häufiger Prägungsobjekt als solche, die seltener sind oder deren Lebensraum von dem des Hechtes etwas verschieden ist (z. B. Aale).

Aufgrund meiner Ergebnisse ist es jedoch nicht möglich, eine Prägung zu beweisen oder auszuschließen. Zumindest hätte die Hechtbrut beträchtlich länger gehalten und immer wieder getestet werden müssen. Leider waren dafür weder Geld noch Platz vorhanden. So ergeben sich nur Hinweise, denen nachzugehen sich lohnte.

Vielleicht muß man auch für derartige Lernvorgänge einen ganz neuen Namen finden, weil weder die Kriterien der Prägung noch die der operanten Konditionierung voll erfüllt werden.

Da ja z. B. die Irreversibilität für prägungsähnliches Lernen im Bereich Nahrungserwerb i. a. nicht gefordert werden kann, ist sicher für viele Wissenschaftler Prägung überhaupt ausgeschlossen.

Andererseits jedoch scheint mir die operante Konditionierung auch nicht alle Phänomene der Futterbevorzugungen bei Hechten hinreichend erklären zu können. Besonders die hohe Stabilität von Vorlieben, die Hechte von einer Größe ab 11 cm an zeigen, ist vielleicht kein besonderes Merkmal der operanten Konditionierung.

Abschließend noch einige allgemeine Bemerkungen:

Der Ansicht von Beyerle und Williams (1968) und Mauck und Coble (1971), daß die Futterbevorzugungen der Hechte nur angeboren sind, kann ich mich nicht anschließen. Die bisher beobachteten Hechte der einzelnen Autoren zeigten Vorlieben für Fischarten ihrer Umgebung. Überspitzt könnte man sagen, daß jeder Hecht nur Fische bevorzugt, die er in seinem Lebensraum kennengelernt hat. Nun ist aber das Futterangebot in der Umgebung eines Hechtes nicht konstant (Frost, 1954). Es kann sich kurzfristig durch Krankheit, einen neu auftretenden Räuber oder eine Veränderung der Wasserqualität ändern. So schnell jedoch wird eine angeborene Bevorzugung nicht erworben.

Die Arbeiten von Gimmy (1953) und Hoogland et al. (1956) lassen es wahrscheinlich erscheinen, daß Hechte in der Lage sind, einzelne Fischarten zu unterscheiden. Obwohl auf den ersten Blick die Farbe eines Moderlieschens und eines Guppyweibchens ähnlich wirken mögen, sind doch zumindest Körperbau und Proportionen deutlich unterschieden. Nach den zitierten Untersuchungen müßte ein Hecht zwischen diesen Fischarten unterscheiden können, so daß die beobachtete Bevorzugung des Guppy, eines Fisches, der bei uns nicht heimisch ist, einer angeborenen Bevorzugung widersprechen würde.

Clark (1974) untersuchte die Wachstumsgeschwindigkeit von Hechtbrut in verschiedenen Teichen und errechnete einen Mittelwert von 1,75 bis 2,15 mm/Tag. Im Vergleich zu diesen Werten wuchsen meine Hechte sehr langsam: der Durchschnitt aller Gruppen lag bei 0,75 mm/Tag.

Am besten wuchs die Fischfressergruppe mit 0,99 mm/Tag. Dann folgten mit Abstand die Allesfresser mit 0,68 mm/Tag, die Krebsfresser mit 0,67 mm/Tag und die Wurmresser mit 0,65 mm/Tag. Dieses schlechte Wachstum hat meiner Meinung nach verschiedene Ursachen. Erstens waren die Becken sehr klein. Trotz täglichen Wasseraustausches war die Wasserqualität sicher nicht ideal, zumal die Temperatur mit durchschnittlich 19,4°C für einen Kaltwasserfisch hoch war. Auch die Tatsache, daß immer etliche Futtertiere mit dem Hecht das Aquarium teilten, hat sich vermutlich nachteilig auf den Sauerstoffgehalt des Wassers ausgewirkt. So könnte die Ursache der hohen Wurmressermortalität z. B. in der ständigen Anwesenheit von Tubifex, die Wasser sehr schnell verschlechtern, zu suchen sein. Die Mortalität der übrigen Hechtgruppen war mit 16 % vergleichbar der, die Bryan (1973) bei der Aufzucht von Forellen erlebte.

Zusammenfassend ist folgende Aussage möglich:

Ein Hecht hat eine angeborene Fischformbevorzugung. Wenn er Gelegenheit hat, mit einem Fisch innerhalb von 60 Tagen, nachdem er groß genug ist, diese Beute zu fressen, Freßerfahrungen zu sammeln, so zieht er diesen einem unbekannten Fisch vor. Diese Bevorzugung bleibt auch dann erhalten, wenn er einen anderen Fisch als Beute kennengelernt hat.

Wird ein Hecht innerhalb von 60 Tagen, nachdem er groß genug ist, Fische zu fressen, nicht mit Fischen, sondern mit Tubifex oder Wasserasseln ernährt, so zieht er im anschließenden Wahlversuch zwar diese Beute dem Fisch vor; ist er aber gezwungen, Fische zu fressen, so gewinnt die angeborene Fischformbevorzugung die Oberhand gegenüber der erworbenen Vorliebe.

Literaturverzeichnis

- Agger, P., Ursin, E. (1976): Food and food preference of the grey gurnard.
International Council for the Exploration of the Sea. C.M. 1976/
F: 41 Demersal Fish(n) Committee.
- Allen, K.R. (1939): A note on the food of pike (*Esox lucius*) in Windermere.
Journ. Anim. Ecol. Vol. 8, Nr. 1, S. 72 - 75.
- Allen, J.F. u. Littleford, R.A. (1955): Observations on the feeding habits
and growth of immature Diamondback terrapins.
Herpetologica 11, 77 - 80.
- Apfelbach, R. (1973): Woran erkennt ein Beutetier seine Beute? Umschau 73,
Heft 15, S. 453 - 457.
- Baerdends, G. P. (1973): Die ethologische Analyse komplexen Verhaltens.
Umschau in Wissenschaft und Technik 9, S. 265 - 269.
- Beukema, J.J. (1968): Predation by the three-spined stickle-back (*Gasterosteus
aculeatus* L.): The influence of hunger and experience. Behaviour
31/32, S. 1 - 126.
- Beyerle, G.B., Williams, J.E. (1968): Some observations of food selectivity
by northern pike in aquaria. Trans. Amer. Fish. Soc. 97, 28 - 31.
- Bilton, H.T., Robins, G.L. (1971): Response of young sockeye salmon
(*Oncorhynchus nerka*) to prolonged periods of starvation.
J. Fish. Res. Board Can. 28 (11), 1757 - 1761.
- Boulet, P.C. (1958): La perception visuelle du mouvement chez la perche et
la seiche. Mémoires du muséum-histoire naturelle, Série A, Zoologie,
Tome XVII.
- Braun, E. (1963): Die ersten Beutefanghandlungen junger Blaufelchen
(*Coregonus wartmanni* Bloch) und Hechte (*Esox lucius* L.).
Z. f. Tierpsychol. 20, S. 257 - 266.
- Brawn, V.M. (1969): Feeding behaviour of cod (*Gadus morhua*). J. Fish. Res.
Bd. Can. 26, 583 - 596.
- Brett, J. R. (1971): Satiation time, appetite and maximum food intake of
sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). J. Fish. Res. Bd. Can. 28,
409 - 415.

- Bryan, J. E. (1973): Feeding history, parental stock, and food selection in rainbow trout. Behaviour 45, 123 - 153.
- Bryan, J. E., Larkin, P. A. (1972): Food specialisation by individual trout. J. Fish. Res. Bd. Can. 29, 1615 - 1624.
- Buchholtz, Christiane (1973): Das Lernen bei Tieren. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Burghardt, G. M. (1967): The primacy effect of the first feeding experience in the snapping turtle. Psychonomic Sci. 7, 383 - 384.
Zitiert nach Buchholtz, 1973.
- Burghardt, G. M., Hess, E. H. (1966): Food imprinting in the snapping turtle *Chelydra serpentina*. Science 151, 108 - 109. Zitiert nach Buchholtz, 1973.
- Chaston, J. (1969): Seasonal activity and feeding pattern of brown trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoorstream in relation to availability of food. J. Fish. Res. Bd. Can. 26 (8), 2165 - 2171.
- Chiszar, D., Windell, J. T. (1973): Predation by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus* Rafinesque) upon mealworm larvae (*Tenebrio molitor*). Anim. Behv. 21, 536 - 543.
- Clark, J. H. (1974): Variability of northern pike pond culture production. Colorado State Univ. Masters Thesis.
- Coble, D. W. (1973): Influence of appearance of prey and satiation of predator on food selection by northern pike. J. Fish. Res. Bd. Can. 30 (2), 317 - 320.
- Colgan, P. (1973): Motivational analysis of fish feeding. Behaviour 45, 38 - 66.
- O'Connell, C. (1972): The interrelation of biting and filtering of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). J. Fish. Res. Bd. Can. 29 (3), 285 - 293.
- Espinosa, F. A., Deacon, J. (1973): The preference of Largemouth bass (*Micropterus salmoides* Lacépède) for selected Bait Species under Experimental Conditions. Trans. Amer. Fish. Soc. Vol. 102, Nr. 2, April 1973, 355 - 362.

- Etienne, Ariane (1969): Analyse der schlagauslösenden Bew-Parameter einer punktförmigen Beuteattrappe bei der Aeschnalarve. Z. vergl. Physiol. 64, 71 - 110.
- Ferno, A., Sjölander, S. (1973): Some imprinting experiments on sexual preferences for colour variants in the platyfish (*Xiphophorus maculatus*). Z. Tierpsychol. 33, 417 - 423.
- Franck, D. (1966): Möglichkeiten zur vergleichenden Analyse auslösender und richtender Reize mit Hilfe des Attrappenversuches; ein Vergleich der Successiv- und Simultanmethode. Behaviour 27, 150 - 159.
- Frost, Winifred (1954): The food of pike, *Esox lucius* L., in Windermere. J. Anim. Ecol. 23, 339 - 360.
- Gimmy, J. (1953): Der Möbius'sche Hechtversuch. Biol. Zentralblatt 72, 232 - 259.
- Ginetz, R. M., Larkin, P. A. (1973): Choice of colours of food items by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Fish. Res. Bd. Can. 30 (2), 229 - 234.
- Griffiths, D. (1975): Prey availability and the food of predators. Ecology 56, 1209 - 1214.
- Hepburn, H. R., Berman, N. J., Jacobson, H. J., Fatti, L. P. (1973): Trends in arthropod defensive secretions, an aquatic predator assay. Oecologia (Berl.) 12, 373 - 382.
- Hess, E. H. (1959): Imprinting, an effect of early experience. Science 130, 133 - 141.
- Hess, E. H. (1975): Prägung: die frühkindliche Entwicklung von Verhaltensmustern bei Tier und Mensch. Kindler-Verlag, München.
- Hilgard, E. R., Bower, G. H. (1971): Theorien des Lernens I.
- Hobson, E., Chess, J. R. (1973): Feeding oriented movements of the atherinid fish *Pranesus pinguis* at Majuro Atoll, Marshall Islands. Fish. Bull. 71, 3, 777 - 786.
- Hoogland, R., Morris, D., Tinbergen, N. (1956): The species of sticklebacks (*Gasterosteus pygosteus*) as means of defense against predators (*Perca* + *Esox*). Behaviour 10, 206 - 236.

- Hunter, J. R. (1972): Swimming and feeding behaviour of larval anchovy (*Engraulis mordax*). Fish. Bull. 70, 3, 821 - 838.
- Immelmann, K. (1970 a): Lernen durch Prägung. n + m 7, Nr. 31, 15 - 29.
- Immelmann, K. (1970 b): Zur ökologischen Bedeutung prägungsbedingter Isolationsmechanismen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1970, Ed. Rathmeyer, Fischer: Stuttgart, 1970 b, 304 - 314.
- Immelmann, K. (1971 a): Das Phänomen der Prägung. Biol. in unserer Zeit 1, 1971 a, 35 - 42.
- Isaacs, J. D., Wick, G. L. (1973): Optimized tactics for open-water marine predators. Spl. Publ. mar. biol. Ass. India, 193 - 199.
- Ivlev, V. S. (1961): Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Kop, P., Heuts, B. (1973): An experiment on sibling imprinting in the jewel fish *Hemichromis bimaculatus*. Rev. Comp. Animal. T. 7, 1. trim. 1973, 63 - 76.
- Koshinsky, G. D. (1972): An evaluation of two tags with northern pike. J. Fish. Res. Bd. Can. 29 (4), 469 - 476.
- Krummrich, J. T., Heidinger, R. C. (1973): Vulnerability of channel catfish to largemouth bass predation. Prog. Fish. Cult. 35, 3, 173 - 175.
- Lawler, G. H. (1965): The food of the pike, *Esox lucius*. J. Fish. Res. Bd. Can. 22 (6), 1357 - 1377.
- Lorenz, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. Orn. 83, 137 - 213, 289 - 413.
- Lorenz, K. (1937): Über die Bildung des Instinktbegriffes. Naturwiss. 25, 289 - 300, 307 - 318, 325 - 331.
- Lorenz, K. (1961): Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens. Z. Tierpsychol. 18, 139 - 187.
- Mauck, W. L., Coble, D. W. (1971): Vulnerability of some fishes to northern pike (*Esox lucius* L.) predation. J. Fish. Res. Bd. Can. 28, 957 - 969.
- Meesters, A. (1939-41): Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische. Z. f. Tierpsychol. 4, 84 - 149.

- Moodie, G. E. E., McPhail, J. D., Hagen, D. W. (1973): Experimental demonstration of selective predation on *Gasterosteus aculeatus*. Behaviour 47, 95 - 105.
- Murdoch, W. W., Avery, S., Smyth, M. E. (1975): Switching in predatory fish. Ecology 56, 1094 - 1105.
- Nursall, J. R., Pinsent, Morley, E. (1969): Aggregations of Spottail Shiners and Yellow Perch. J. Fish. Res. Bd. Can. 26, 1672 - 1976.
- Padilla, Sinforoso G. (1935): Further studies on the delayed pecking of chicks. Journal of Comparative Psychology, 1935, 20, 413 - 443 (zitiert nach Hess, E. H. (1975)).
- Peterson, R. H., Anderson, J. M. (1969): Influence of temperature change on spontaneous locomotor activity and oxygen consumption of atlantic salmon (*Salmo salar*), acclimated to two temperatures. J. Fish. Res. Bd. Can. 26, 93 - 109.
- Pimentel, D., Smith, G. J. C., Soans, J. (1967): A population model of sympatric speciation. Amer. natur. 101, 493 - 504.
Zitiert nach Buchholtz (1973).
- Prosser, C. L., Farhi, Edna (1965): Effects of temperature on conditioned reflexes and on nerve conduction in fish. Z. vergl Physiol. 50, 91 - 101.
- Rabinowitch, V. E. (1961): A study of the effect of early experience on stereotyped food habits in the domestic chicken. Unpubl. M. S. thesis, Univ. of Wisconsin, Madison, Wisconsin. (Zitiert nach Rabinowitch (1968).
- Rabinowitch, V. E. (1968): The role of experience in the development of food preferences in gull chicks. Anim. Behaviour 1968, 425 - 428.
- Ritter, J. A., MacCrimmon, H. R. (1973): Influence of environmental experience on response of yearling rainbow trout (*Salmo gairdneri*) to a black and white substrate. J. Fish. Res. Bd. Can. 30 (11), 1740 - 1742.
- Rosenthal, H. (1969): Untersuchungen über das Beutefangverhalten bei Larven des Herings *Clupea harengus*. Mar. Biol. 3, 208 - 221.
- Rossmann, Angela (1959): Über das Zählvermögen der Fische. Z. f. Tierpsychol. 16, 1 - 18.

- Schutz, F. (1972): Früherfahrung und Verhalten. Schweiz. Naturforsch. Ges. 152, 71 - 84.
- Scott, J. S. (1973): Food and inferred feeding behaviour of northern sand lance (*Ammodytes dubius*). J. Fish. Res. Bd. Can. 30 (3), 451 - 454.
- Sjölander, S., Ferno, A. (1973): Sexual imprinting on another species in cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. Rev. Comp. Animal. T. 7 - 1, trimestre 1973, 77 - 81.
- Sullivan, Charlotte (1954): Temperature reception and responses in fish. J. fish. Res. Bd. Can. 11, 153 - 170.
- Sunage, T. (1970): Relation between food consumption and food selectivity in fishes. I. Food selectivity of juvenile Hasu (*Opsariichthys uncirostris* in Lake Biwa. Jap. J. Ecol. 20, 129 - 137.
- Sylvester, J. P. (1972): Effect of thermal stress on predator avoidance in Sockeye salmon. J. Fish. Res. Bd. Can. 29 (3), 601 - 603.
- Symons, P. (1974): Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon reduces predation by brook trout. Can. J. Zool. Vol. 52, 6, 677 - 679.
- Tembrock, G. (1964): Verhaltensforschung. Gustav-Fischer-Verlag, Jena.
- Ursin, E. (1973): On the prey size preferences of cod and dab. Meddelelser fra Danmarks Fiskeri-og Havundersøgelse, N. S. Vol. 7, 85 - 98.
- Walcher, Margarete (1974): Das Beuteschema des Hechtes (*Esox lucius* L.). Diplomarbeit, Erlangen 1974.
- Ware, D. M. (1972): Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). The influence of hunger, prey density and prey size. J. Fish. Res. Bd. Can. 29 (8), 1193 - 1201.
- Weatherley, A. H. (1972): Predator-Prey relationships among Fish. in: Growth and Ecology of Fish Populations. Academic Press London-New York, 189 - 206.
- Werner, E. E., Hall, D. J. (1974): Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). Ecology 55, 1042 - 1052.
- Winberg, G. G. (1960): Rate of metabolism and food-requirements of fishes. Fish. Rs. Bd. Can. Transln. Ser. 194, 202 pp. (Zitiert nach Beukema, 1968).

- Winn, H. E., Bardach, J. E. (1959): Differential food selection by morray eels and a possible role of the mucous envelope of parrotfishes in reduction of predation. Ecology 40, 296 - 298.
- Wunder, W. (1927): Wie findet der Hecht seine Beute? Fischereizeitung Nr. 30, Neudann, 640 - 642.
- Wunder, W. (1936): Physiologie der Südwasserfische Mitteleuropas. E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, Band II B.
- Zaret, Th. M., Kerfoot, W. Ch. (1975): Fish predation on *Bosmina longirostris*: body-size selection versus visibility selection. Ecology 56, 232 - 237.

Sehr herzlich möchte ich mich bei Frau Prof. Dr. Christiane Buchholtz, Marburg, und bei Herrn Prof. Dr. Georg Seitz, Erlangen, bedanken. Ihr Interesse und ihr Einsatz ermöglichten mir den Abschluß der Arbeit.

Lebenslauf

Am 12.08.1947 wurde ich als drittes Kind des Chirurgen Dr. med. Dr. phil. Wilhelm Homann und seiner Ehefrau Katharina, geb. Stangl, in Würzburg geboren.

Von 1953 bis 1957 besuchte ich die Volksschule in Erlangen und trat dann auf das Marie-Therese-Gymnasium über.

Im Jahre 1958 starb meine Mutter. Das Abitur machte ich 1968.

Im Wintersemester 1968 begann ich in Erlangen das Studium der Biologie, das ich 1974 mit dem Diplom abschloß. Das Thema meiner Diplomarbeit lautete: "Das Beuteschema des Hechtes (*Esox lucius* L.)".

Seitdem widme ich mich meiner Dissertation.

Am 7.6.1974 heiratete ich den Studienreferendar Georg Walcher aus Schrobenhausen. Am 5.6.1975 wurde unsere Tochter Susanne, am 13.5.1977 unser Sohn Matthias geboren.

